Ueber das Lipochrom der Vogelfeder.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Hermann Desselberger
aus Maulbronn.

Tag der Promotion: 30. Juli 1930.
Tag der mündlichen Prüfung: 8. Mai 1930.

Berlin 1930.
Druck von Otto Dornblüth Nachf. in Bernburg.

421

Ueber das Lipochrom der Vogelfeder.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Hermann Desselberger
aus Maulbronn.

Tag der Promotion: 30. Juli 1930.
Tag der mündlichen Prüfung: 8. Mai 1930.

Berlin 1930.
Druck von Otto Dornblüth Nachf. in Bernburg.

Referenten: Prof. Dr. C. Zimmer
Prof. Dr. R. Hesse.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus Journal für Ornithologie LXXVIII, 3.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550822_0124

Ueber das Lipochrom der Vogelfeder.

Von **Hermann Desselberger.**

Mit Tafel XIII und XIV.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	6
I. Teil: Histologische Untersuchungen	9
A. Technik der Untersuchung	9
B. Entwicklung eines typischen roten Lipochroms (*Amadina fasciata* Gm.)	12
C. Entwicklung eines typischen gelben Lipochroms (Gelber Kanarienvogel, *Serinus canaria serinus* (L.))	22
D. Eine rotgelbe Zwischenstufe (Stieglitz, *Carduelis c. carduelis* (L.))	25
E. Ergänzende Untersuchung des gelben Lipochroms bei Papageien (*Melopsittacus undulatus* (Shaw) und *Agapornis personata* Rchw.)	29
II. Teil: Diskussion der histologischen Befunde	30
A. Vergleich des Lipochroms der Vogelfeder mit aus anderen Tierklassen bekannten Lipochromen	30
Chemismus	30
Herkunft	32
Verwandtschaftsverhältnisse	35
B. Das Lipochrom in seinen Beziehungen zu den speziellen Pigmentierungs- und Strukturverhältnissen der Feder	40
1. Melanin und Lipochrom in der Feder	40
2. Lipochrom und Federstruktur	42
3. Oekologische Momente lipochromführender Federn	47
Kurze Zusammenfassung	49
Literaturverzeichnis	51

Einleitung.

Die Kenntnis der tierischen Pigmente hat in den letzten 3—4 Jahrzehnten gewaltige Fortschritte gemacht, ist aber noch keineswegs vollständig. Allmählich ist es der Forschung gelungen, die verwirrende Menge der Einzelerscheinungen etwas zu ordnen und in einige sich ergebende große Gruppen einzureihen. Die Hauptzahl der im tierischen Integument auftretenden Pigmente gehört zwei Gruppen an, der der Melanine und der der Lipochrome. Die Erforschung dieser beiden großen Pigmentgruppen ist ungleich schnell vorwärts geschritten, was

seine Erklärung wohl hauptsächlich in ihrem sehr verschiedenen Chemismus findet. Während die Melanine als recht widerstandsfähige Eiweißabkömmlinge der histologischen Bearbeitung ziemlich leicht zugänglich sind, haben die Lipochrome als empfindliche, leicht lösliche Kohlenwasserstoffe solchen Untersuchungen andauernd Schwierigkeiten bereitet. So kam es, daß bei den Melaninen die Erforschung hauptsächlich von der histologischen Bearbeitung ihren Ursprung nahm, der dann die physiologisch-chemische folgte, so daß wir heute über ihre Histologie, Physiologie und Chemie einigermaßen gut unterrichtet sind. Bei den Lipochromen dagegen brachte die ersten fördernden Erkenntnisse die chemische Bearbeitung, denn erst auf Grund der dabei gemachten Erfahrungen kann man ihnen auch auf histologischem Wege erfolgreich näher treten. Im allgemeinen ist aber die Kenntnis der Lipochrome noch nicht so weit vorgedrungen, wie die der Melanine. Der gezeichnete Weg wurde im wesentlichen auch bei der Erforschung der Pigmente der Vogelfeder eingehalten. Zusammen mit den Untersuchungen über Entwicklung und Struktur der Feder wurde die Histologie der Melanine geklärt, letzteres besonders durch R. M. Strong (79, 80, 81) und seine Schule. Als Erforscher des Chemismus der Melanine sind vor allem zu nennen Abderhalden, Bach, Bloch, v. Fürth, Gortner, Oppenheimer, Przibram und deren Mitarbeiter. Erwähnt mögen auch hier die Strukturfarben der Vogelfeder sein, die ja im Zusammenhang mit Pigmenten auftreten und in letzter Zeit ebenfalls genau untersucht wurden (Elsässer, Rensch). Bei der Untersuchung der Lipochrome dagegen wurde zuerst begonnen, Physiologie und Chemie dieser vorher sehr ungenau bekannten und auch durch mikroskopische Untersuchung der fertigen Feder nicht näher zu identifizierenden Stoffe zu klären, teils mittels physikalisch-chemischer Methoden [Connor (8), Coward (9), Görnitz und Rensch (27), Krukenberg (37), Lönnberg (39, 40, 41), Rensch (56)], teils durch physiologische Versuche [Gage (22), Palmer (46—51), Sauermann (60)]. Dabei stellte sich nebenbei heraus, daß einzelne der geprüften Stoffe garnicht zu den echten Lipochromen gehören (z. B. Turacin). Vollkommen fehlte dagegen bis jetzt ein Versuch, die Histologie der Lipochrome der Vogelfeder zu klären. Die vorliegende Arbeit soll den Anfang machen, diese Lücke in unserer Kenntnis der Pigmente auszufüllen; zugleich soll sie versuchen, die Kenntnis der Lipochrome der Vogelfeder mit der teilweise schon weiter fortgeschrittenen Kenntnis der Lipochrome in anderen Tiergruppen in Vergleich zu setzen und womöglich in nähere Verbindung zu bringen. Dementsprechend untersuchte ich nicht etwa eine große

Anzahl von verschiedenen lipochromhaltigen Federn und verglich sie unter sich, sondern ich machte einzelne genaue, wenn ich es so nennen darf, „Standard"-Untersuchungen und verglich deren Ergebnisse mit den Ergebnissen der Lipochromforschung in anderen Tiergruppen. So gliedere ich auch praktischerweise meine Darstellung in einen ersten histologisch-untersuchenden und einen zweiten physiologisch-vergleichenden Teil. Im ersten Hauptteil werde ich zuerst etwas näher auf die Technik der Bearbeitung meiner Objekte eingehen und dann eine Darstellung der Befunde geben. Zu einem Eingehen auf die verhältnismäßig einfache Technik der Untersuchungen glaube ich mich dadurch berechtigt, daß es doch zum großen Teil technische Schwierigkeiten oder Mühen waren, die eine histologische Bearbeitung der an sich schon empfindlichen Lipochrome in einem so spröd scheinenden Gebilde wie der Vogelfeder bisher verhinderten. Diese hat sich jedoch als nicht allzu schwierig herausgestellt, und die Methoden können in Zukunft sicher noch verbessert werden. Im zweiten Hauptteil ist das Nächstliegende ein allgemeiner Vergleich der Lipochrome der verschiedenen Tierklassen und damit die Frage nach Herkunft, Zusammensetzung und Verwandtschaftsverhältnissen der Lipochrome überhaupt. Außerdem ergeben sich aber aus den Untersuchungen noch besondere Beziehungen der Lipochrome zur Ausbildung und Struktur und zu den anderen Pigmenten der Vogelfeder, die am besten im Anschluß an die allgemeine Erörterung über die Lipochrome behandelt werden.

Ueber das Literaturverzeichnis ist noch zu bemerken, daß nicht etwa eine vollständige Aufzählung aller Arbeiten über Lipochrome erstrebt wurde. Ich führe von mir benutzte Arbeiten, die schon in einem der angegebenen zusammenfassenden Werke (mit Z bezeichnet) zitiert sind, nur dann an, wenn ich besonders darauf zu sprechen komme.

Die Problemstellung und viele wertvolle Anregungen und Unterstützung im Laufe meiner Untersuchungen verdanke ich Herrn Dr. Stresemann; Herrn Professor Dr. Zimmer bin ich für die Erlaubnis, diese Arbeit im Zoologischen Museum Berlin ausführen zu dürfen, sehr dankbar. Beiden Herren möchte ich auch an dieser Stelle für all ihr freundliches Entgegenkommen herzlich danken. Zu Dank verpflichtet bin ich außerdem der Direktion des Berliner Zoologischen Gartens und Herrn R. Neunzig für die leihweise Ueberlassung von Versuchsvögeln, ebenso Herrn cand. Schildmacher für seine Hilfe bei Operationen an meinen Vögeln.

I. Histologische Untersuchungen.

A. Technik der Untersuchungen.

Da die mikroskopische Untersuchung der fertigen lipochromhaltigen Feder, wie sie ja schon häufig vorgenommen worden ist, kaum Anhaltspunkte für die Entstehung dieser Färbung geben konnte, wollte ich die Entwicklung einer solchen Feder untersuchen und hoffte, dabei in ähnlicher Weise Entstehung oder Einwanderung der Lipochrome verfolgen zu können, wie Strong (79—81) und Lloyd-Jones (38) einst die Entwicklung und Verteilung des Melanins in der Feder ergründeten. Zu diesem Zweck hielt ich geeignete Vögel und wartete deren Mauser ab oder zwang sie durch Rupfung, neue Federn zu bilden. Dabei muß man bei der Auswahl der Vögel auf der Hut sein: von vielen Arten ist es ja bekannt, daß nach Rupfung nicht selten die neugebildeten Federn zu Melanismus neigen, gelegentlich treten sogar abnorme Lipochromfärbungen auf (siehe unten Stieglitz!). Als geeignete Lipochromlieferanten erwiesen sich für rote Federn der männliche Bandfink (*Amadina fasciata* Gm.) mit seinem tiefroten Kehlband, für gelbe Federn der gelbe Kanarienvogel, während der für die Lieferung einer gelblich-roten Zwischenfarbe herangezogene Stieglitz mit seiner derart gefärbten Maske nur teilweise befriedigte; meine Stieglitze lieferten mir zwar wunderschöne Uebergangsfarben zu Gelb, aber trotz bester Pflege nicht mehr das eigentliche Hellrot ihrer Gesichtsmaske. Diese Vögel sind zugleich leicht zu haltende Käfigvögel, was auch zu berücksichtigen war, denn die Versuchstiere mußten ja Rupfungen und Operationen gut überstehen können. Außer diesen 3 Hauptobjekten, alle in mehreren Exemplaren, wurden nebenher noch einige andere Lipochromträger untersucht, die ich für einige Zeit halten und zur Federregeneration zwingen konnte. So besonders einige Papageien, da bei ihnen als Vertreter einer den *Passeres* fernstehenden Vogelgruppe vielleicht prinzipiell andere Verhältnisse erwartet werden konnten. Zur Gewinnung der Federanlagen wurden ursprünglich Tiere, an denen ich durch allmählich fortschreitendes Rupfen Anlagen verschiedenen Alters hatte wachsen lassen, getötet und die Hautstücke mit den Anlagen herausgenommen und fixiert. Bald kam ich aber auf andere Methoden, Federanlagen zu gewinnen, ohne dabei die Tiere töten zu müssen. Ich machte die Erfahrung, daß Vögel gegen operative Eingriffe außerordentlich widerstandsfähig sind und daß es ohne Gefahr angeht, junge Federanlagen im jeweils gewünschten Alter durch Exzision

der betreffenden Hautstelle sich zu verschaffen. Außerdem fand ich, daß ältere, aber noch ganz von der Federscheide umhüllte Anlagen mit einer sehr feinen Pinzette sich unbeschädigt ausziehen lassen. Die Exzision eines Hautstückes beansprucht nur kurze Zeit und es empfiehlt sich infolgedessen nicht, zu dem kleinen Eingriff eine Narkose vorzunehmen, da die Dosierung bei Kleinvögeln recht unsicher und schwierig ist und der Tod in der Narkose leicht und plötzlich erfolgen kann. Mit sterilen Instrumenten wird das gewünschte Hautstück herausgeschnitten und sofort fixiert. Die Wundränder werden am besten einfach mit einigen kleinen Wundklammern zusammengeheftet; die Vogelhaut ist ja sehr beweglich und dehnbar. Nähen verlängert die Operation unnötig, Klammern geht sehr schnell und genügt vollständig. Es ist geradezu erstaunlich, wie gut beim gesunden Vogel auch die schwersten Hautwunden verheilen. Zur Verhütung einer Sepsis genügt es, mit sterilen Instrumenten zu arbeiten, die Wunde nach der Schließung noch ein- bis zweimal zu joden und die Käfige nach Möglichkeit rein zu halten; so ist mir keine einzige Sepsis vorgekommen. Höchstens muß man in den ersten Tagen nach der Operation darauf achten, daß sich die Vögel nicht selbst Klammern ausreißen, doch auch das habe ich nur einmal bei einem Wellensittich erlebt. 5—8 Tage nach der Operation kann man normalerweise die Klammern wieder entfernen und die weitere Heilung der guten Natur des Vogels überlassen.

Schwierigkeiten machte die histologische Bearbeitung, denn es zeigte sich bald, daß die Untersuchung von Zupfpräparaten allein nicht im entferntesten genügte, da bei diesen die feineren Strukturen nur ungenau oder garnicht ergründet werden können. Zupfpräparate allein genügen höchstens zur Untersuchung der allerältesten, schon sehr stark verhornten Anlagen. Zur Anfertigung von Mikrotomschnitten kamen bei der Natur der Untersuchungen nur Methoden in Betracht, bei denen keinerlei Fette und Lipochrome lösende Mittel verwendet werden. Versuche wurden gemacht mit Gelatineeinbettung, lieferten aber keine befriedigenden Ergebnisse. Noch unbefriedigender verlief eine große Reihe von Versuchen nach der von Döllken (15) angegebenen Methode (Formol-Resorcin); beide Male konnte ich auf keine Weise genügend dünne Schnitte erhalten. Als weitaus bestes erwies sich Gefrierschneiden. Ohne weiter auf mancherlei weniger befriedigende Schneide- und Färbversuche einzugehen, gebe ich kurz den als geeignetsten gefundenen Behandlungsgang der Objekte an. Fixiert wurde in 4—6 %igem Formol; vereinzelt auch überhaupt nicht, wenn die Objekte ganz frisch sofort eingefroren und geschnitten werden konnten. Schnitte

von unfixiertem Materiale können zunächst nicht zu Dauerpräparaten verwendet und, abgesehen von Fettfärbungen, auch oft recht schlecht gefärbt werden. Wenn man sie jedoch bald nach dem Schneiden in 3—4 %igem Formol nachfixiert, geben sie auch noch einigermaßen brauchbare Dauerpräparate ab. Diese Technik ist aber nicht zur Regel, eher zur gelegentlichen Kontrolle zu empfehlen. In Formol fixierte Objekte können vor der Weiterbehandlung darin beliebig lange aufbewahrt werden; vor dem Schneiden empfiehlt es sich, sie einige Stunden zu wässern, da sie dann anscheinend besser durchgefrieren. Gefrierschneiden selbst ist bekanntlich in erster Linie Uebungssache. Wie stark man gefrieren lassen muß, hängt sehr von der Härte des Objekts ab, in diesem Fall besonders von dem Verhornungszustand der Federkeime. Ich schnitt auf einem Jung'schen Schlittenmikrotom mit Aether-Gefriertisch. Trotz aller Vorsicht läßt sich beim Gefrierschneiden die Schnittdicke nicht immer so fein regeln, wie etwa beim Paraffinschneiden; so erhält man meist in einer Schnittreihe dicke und dünne Schnitte, letztere sind dann besonders instruktiv, erstere mehr für die Uebersicht geeignet. Die Dicke meiner Schnitte betrug 3— 30 μ. Als einfachste Kernfärbung bewährte sich Hämalaun, nicht bei Stückfärbung vor dem Schneiden, sondern bei Färbung der einzelnen Schnitte sofort nach dem Schneiden. Nach der Färbung, die am besten progressiv geschieht, kann noch eine Plasma- oder Fettfärbung angeschlossen oder die Schnitte können gleich eingelegt werden. Der für diese Untersuchung wichtige Nachweis von Fetten wurde durch Osmiumsäure oder Sudan III ausgeführt. Im allgemeinen ist wohl Sudan III vorzuziehen, da sich eine solche Färbung sehr leicht an das Gefrierschneiden anschließen läßt. Die ungefärbten oder schon mit einer Kernfärbung versehenen Schnitte werden direkt aus destilliertem Wasser auf 10—30 Minuten in eine konzentrierte Lösung von Sudan III in 40 %igem Alkohol gebracht. Ist diese Farblösung völlig gesättigt, so löst sie keinerlei Fett, sondern gibt nur Farbe an das Fett ab [Romeis (58, 59)]. Nach der Färbung wird ganz kurz in 40 %igem Alkohol abgespült, dann werden die Schnitte wieder in destilliertes Wasser gebracht. In Fällen, wo die Farbe des Sudan III der des untersuchten Lipochroms sehr ähnlich ist (z. B. beim Bandfinken, siehe unten), wurden die Schnitte osmiert. Von unfixiertem Material gewonnene Schnitte wurden einige Zeit auf der Unterseite eines Objektträgers über einem Petrischälchen den Dämpfen von Osmiumsäure ausgesetzt, dann gewässert und konnten anschließend noch anderweitig gefärbt oder gleich eingeschlossen werden.

Neben allen Färbungen her ist aber unerläßlich und sehr oft besonders instruktiv (siehe Abb. 6 und 7) die Untersuchung völlig ungefärbter Schnitte, aus denen sich dann die Lipochrome durch ihre Eigenfarbe meist gut herausheben. Ich fand es sehr praktisch, von jeder Schnittreihe einen Teil der Schnitte ungefärbt, einen Teil zur besseren Einsicht in die Struktur mit einer Kernfarbe und je nach Bedarf noch einen Teil mit einer Fettfarbe gefärbt einzulegen. Die ungefärbten Gefrierschnitte sehen oft zunächst etwas unübersichtlich und schmutzig aus, aber bei genauem Ausmikroskopieren (Blende verändern!) und mit einiger Uebung kann man auch in ihnen die feineren Strukturen teilweise recht gut erkennen. Und besonders heben sich blasse Lipochrome oft in ungefärbten Schnitten noch besser ab als in gefärbten.

Weitaus das beste Einschlußmittel für Dauerpräparate ist Glyzerin-Gelatine, hergestellt nach dem bei Romeis (58) angegebenen Verfahren. Der Einschluß in reinem Glyzerin ist nicht sehr zu empfehlen, da ich die auch von anderer Seite gemachte Beobachtung, daß darin die farbhaltigen Fettröpfchen sehr leicht zusammenfließen, nur bestätigen kann. Auch in Glyzerin-Gelatine ist dieser Misstand nicht ganz beseitigt, wie auch sehr oft eine langsame Ausbleichung oder Veränderung der Lipochrome in den Präparaten anscheinend nicht zu vermeiden ist. Aber immerhin treten solche Veränderungen beim Einschluß in guter Glyzerin-Gelatine verhältnismäßig langsam auf.

Da die Feinheit der Strukturen manchmal bis an die Grenze dessen geht, was ein gutes Mikroskop leistet, konnte ich bei manchen Einzelheiten trotz aller Bemühungen keine endgültige Sicherheit erlangen. So günstige Stellen und Bilder wie die auf den Abbildungen wiedergegebenen sind nicht eben häufig. Die bunten Abbildungen sind nicht kombiniert, sondern möglichst naturgetreu gemacht; aber sie zeigen andererseits an Klarheit und Uebersichtlichkeit besonders gute, nicht die gewohnten Durchschnittsbilder; das normale Bild ist zunächst meist nicht so klar.

B. Untersuchung der Entwicklung eines typischen roten Lipochroms.

(*Amadina fasciata.*)

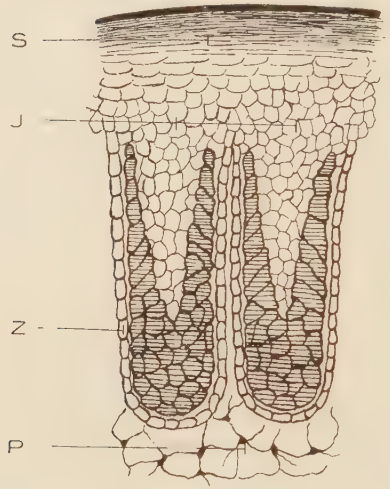
Als Untersuchungsobjekt für rotes Lipochrom nahm ich aus den angegebenen Gründen keinen einheimischen Vogel, sondern den Bandfink (*Amadina fasciata*), dessen rotes Kehlband als äußerst beständig und keinen Variationen unterworfen bekannt ist. Es stellte sich heraus, daß ich damit einen guten Griff getan hatte, denn dieser Vogel ist sehr

hart, erträgt allerlei Eingriffe gut und liefert bei guter Fütterung stets gleich gut ausgebildete Lipochromfedern. Bei der folgenden Schilderung des Lipochromauftretens und der damit zusammenhängenden Vorgänge innerhalb der Feder setze ich die Kenntnis der gut untersuchten und beschriebenen Entwicklung einer normalen Feder voraus [Davies (12), Jones (35), Schüz (70), Stresemann (78), Strong (79), Studer (80)]; in der Nomenklatur halte ich mich an Schüz und Stresemann.

Abb. 1. Feder vom Halsband des Bandfinken.

Etwas schematisiert. Melaninpartie dunkel ausgeführt, Lipochrom punktiert. Etwa 20 : 1. — Typische Teilung in proximale Melanin- und distale Lipochrompartie; letztere viel weniger differenziert als erstere. Aehnliche Verhältnisse auch bei anderen Federn, die beide Farbstoffe nebeneinander enthalten (z. B. Stieglitz).

Den Typus der untersuchten Halsbandfederchen zeigt Abb. 1; bei diesen Federchen ist die Teilung in einen distalen Lipochrom- und einen proximalen Melaninteil die Regel. Da letzterer aber erst zur Entwicklung gelangt, wenn der erstere schon weit ausgebildet ist, stört er die Untersuchung in keiner Weise, im Gegenteil, es werden interessante Vergleiche durch diese Gegenüberstellung möglich. Schon kurz nach



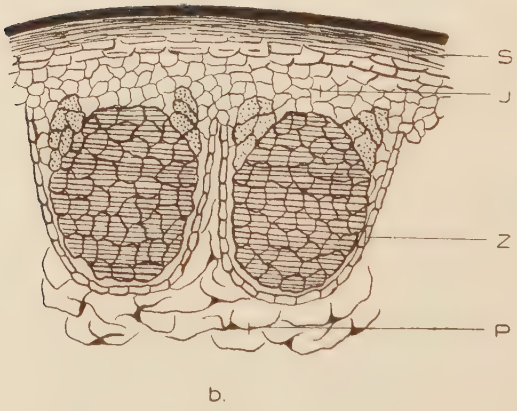


Abb. 2.

Stark schematisiert. J intermediäres Zellmaterial; P Pulpagewebe; S Federscheide, in Bildung begriffen; Z Zylinderzellschicht. – Querschnitt durch je 2 Epidermalleisten zweier verschiedener Federanlagen: schematisierte Darstellung der schon zu Beginn der Differenzierung auftretenden Strukturunterschiede zwischen Melaninanlage (a) und Lipochromanlage (b). In ersterer Bildung von Ramogensäule und Radiogenplatten (schraffiert), in letzterer wird das ganze Zellmaterial in die Ramogensäule (schraffiert) einbezogen, Radiogenplatten werden nicht oder nur verkümmert (punktiert) angelegt.

der Rupfung der alten Federn entwickelt sich die nächste Generation. Auf der alten Coriumpapille bildet sich in der gewohnten Weise die neue Anlage, zunächst als Epidermisverdickung, die dann zu einem kleinen röhrchenartigen Gebilde mit Epidermismantel und Coriuminhalt heranwächst. 4—5 Tage nach Beginn der Neuentwicklung differenziert sich dieser Epidermismantel der Papille in lauter einzelne Epidermalleisten, die von der Entwicklung jeder Feder her bekannten ersten Anlagen der Rami. Aber die weitere Differenzierung dieser Leisten in Ramogensäule, Radiogen- und Interradiogenplatten unterbleibt, jede Leiste stellt lediglich eine einheitliche, mächtige Ramogensäule dar, begrenzt auf der Innenseite (der Pulpa zu) von einer einschichtigen Zellage, der aus den sogenannten Cylinderzellen bestehenden Randplatte oder Grenzschicht, und auf der Außenseite (der Federscheide zu) von einer mehrschichtigen Reihe von Intermediärzellen, die eben schon beginnen, durch ihre Verhornung die Federscheide zu bilden. Diese Unterschiede im histologischen Bild zwischen einer normalen Federanlage und der geschilderten Lipochromanlage zeigt Abbildung 2 schematisch. Die Federscheide verhornt viel früher als die eigentliche Federanlage, da sie beim Austritt der Anlage über die Haut ihr schon Schutz gewähren muß; es geht dabei der größte Teil der nicht in die eigentliche Federanlage einbezogenen Intermediärzellen in ihr auf. Zu Anfang der Entwicklung springen die Epidermalleisten noch ziemlich ebenso wie bei einer normalen Federanlage von außen gegen die Pulpa als schmale, weit hereinragende Platten vor, aber im weiteren Wachstumsverlauf ziehen sie sich wieder etwas gegen die Federscheide hin und auch voneinander zurück. Dabei zeigen sich oft Risse zwischen ihnen, die manchmal von der zerfasernden Grenzschicht ausgefüllt werden; außerdem werden die einzelnen Ramogensäulen rundlicher und dicker. Bei Beginn der Verhornung (12.—15. Tag) sind die Ramogensäulen ziemlich rund und liegen in losem Kranze der Innenseite der Federscheide an. Diese für die ersten Tage der Federentwicklung beschriebenen Prozesse können auch weiterhin noch längere Zeit in der ziemlich am Grund der Feder gelegenen Differenzierungszone beobachtet werden, auch wenn der distale Teil schon viel weiter entwickelt ist. Es gilt ganz allgemein, daß alle Wachstums- und Differenzierungsstadien der gleichen Feder nebeneinander gefunden werden können, solange diese überhaupt noch wächst, denn die verschiedenen Stadien sind ja von der Wachstumszone aus sozusagen unter einander geschichtet. Während der Verhornung und wahrscheinlich entsprechend der zunehmenden Festigkeit der Rami werden die Grenzplatten und

das Pulpagewebe weitgehend resorbiert und immer unansehnlicher und brüchiger. Zuletzt wird auch die Federscheide brüchig, schiefert ab und gibt die fertigen Teile der Feder frei (21.—25. Tag).

Fast alle diese Lipochromfedern des Bandfinken enthalten aber in einem kleinen proximalen Teil noch Melanin. Dieser Teil der Feder wird ganz normal ausgebildet (Abb. 1 und 2a), es findet Differenzierung der Epidermalleisten in Ramogensäulen, Radiogen- und Interradiogenplatten statt, es erfolgt die bekannte Ausbildung der Radien und ihre Versorgung mit Melanin durch Fortsätze der Melanophoren. Der

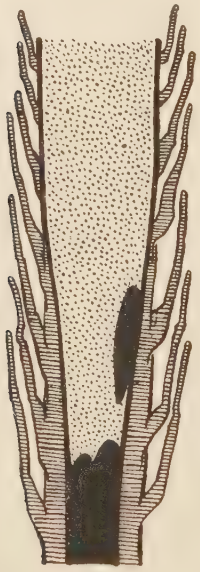


Abb. 3.

Schematisiert. Melanin schwarz, Lipochrom punktiert, Rindenschicht und Radien schraffiert. Etwa 200:1. — Stück eines Ramus der in Abb. 1 dargestellten Feder am Uebergang vom Melanin- zum Lipochromteil. Im letzteren unterbleibt nicht nur die Bildung von Radien, die schon an der Uebergangsstelle verkümmern, sondern auch die Differenzierung des Ramus in Rinde und Mark.

Uebergang vom proximalen normal entwickelten zum distalen lipochromhaltigen Federteil erfolgt allmählich und ist durch allerlei Uebergangsstadien gekennzeichnet (Abb. 3). Die Radien werden kleiner und kümmerlicher, die letzten sind so schwach, daß sie bald nach dem Freiwerden der Feder abfallen, die Versorgung mit Melanin wird immer dürftiger und hört schließlich ganz auf, in den Rami unterbleibt die Ausbildung einer Rindenschicht und in ihrem distalen Teil sind sie oft etwas verdickt, homogen ausgebildet, gleichmäßig rotgefärbt und vollkommen radienlos.

In den skizzierten Verlauf der morphologischen Entwicklung einer solchen Feder fügt sich nun das Auftreten des Lipochroms ein. Am

5.—6. Tage, wenn man eben sieht, daß die Federanlage nicht normale Radiogen- und Interradiogenplatten ausbildet, sondern daß jeweils die ganzen Epidermalleisten sich zu einheitlichen Säulen zusammenzuschließen beginnen, taucht in der Mitte dieser Säulen oder etwas nach der Außenseite der Anlagen hin verschoben eine feine rötlich-gelbe Tönung auf. Sie ist, wie sich bei genauem Ausmikrospieren erkennen läßt, gebunden an feinste Tröpfchen, die innerhalb der Zellen dicht gedrängt an der Zelloberfläche liegen. Zuerst tritt diese Färbung nur in einigen wenigen Zellen in der Mitte der Ramusanlagen auf, um sich dann allmählich etwa konzentrisch nach außen zu verbreiten (Tafel XIII, Abb. 6). Schließlich umfaßt sie alle Zellen der Ramogensäule; vollkommen ungefärbt bleiben dagegen die die Säule pulpawärts umgebenden Zylinderzellen, ebenso alle an der Bildung der Federscheide beteiligten und noch nicht völlig verhornten Intermediärzellen. Die Federscheide ist jedoch normalerweise fast völlig verhornt, wenn die Färbung der Ramogensäule bis an deren Rand vorgedrungen ist.

Die die Grenzschicht gegen die Pulpa bildenden Zylinderzellen sind übrigens im gleichen Stadium auch merklich kleiner und zurückgeblieben gegenüber den Zellen der Ramusanlage. Die feinen Tröpfchen, in diesem Stadium die ausschließlichen Träger der Färbung, sind nicht selten auch schon in der noch farblosen Nachbarzelle einer frisch gefärbten Zelle zu bemerken; ja, es gelingt mit einiger Sorgfalt ihr färberischer Nachweis in den benachbarten, von Natur noch ungefärbten Zellen. Die Tröpfchen sind sehr klein, ursprünglich farblos klar und stark lichtbrechend; sie färben sich in den Dämpfen der Osmiumsäure braunschwarz (auch mit Sudan III orangerot, doch sind sie dann fast nicht mehr von den natürlich gefärbten Tropfen der Nachbarzellen zu unterscheiden, die mit Sudan III sehr ähnliche Mischfarben geben); sie werden auch mehr oder weniger leicht herausgelöst durch die üblichen Fettlösungsmittel. Sind sie von Natur schon durch das Lipochrom mehr oder weniger angefärbt, so geben sie mit Osmiumsäure eine dunkel-bräunliche, mit Sudan III eine orangerote Mischfarbe je nach der Intensität und dem Verhältnis der natürlichen und künstlichen Färbung. Bei der histologischen Behandlung fließen sie auch gelegentlich ineinander, besonders vom Mikrotommesser scheinen häufig mehrere kleine Tröpfchen zu einzelnen größeren Tropfen zusammengeschoben zu werden, die dann irgendwo im Schnitt abgestreift werden (vergl. Taf. XIII Abb. 7). Sie sind also ihrem ganzen Verhalten nach Tropfen eines ziemlich flüssigen Fettstoffes. In diesem Fettstoff scheint sich die Farbe sofort bei ihrem Auftreten zu lösen. Innerhalb der ganzen Ramus-

anlage erfolgt das erste Auftreten der Fettropfen und damit der Farbe etwa am distalen Drittel des Keimes, und zwar zuerst jeweils in den mittleren Zellen der Ramussäulen (Abb. 4). Mit der Ausdehnung der Farbe nach den Rändern der Säule geht zusammen ihre Ausbreitung in Längsrichtung. Distalwärts schreitet die Färbung ziemlich schnell vorwärts, bis nach wenigen Tagen die Spitze erreicht ist, der Wachstumszone zu merklich langsamer und fast nie bis ganz nach unten: der basale Teil der Rami pflegt ja Melanin zu enthalten.

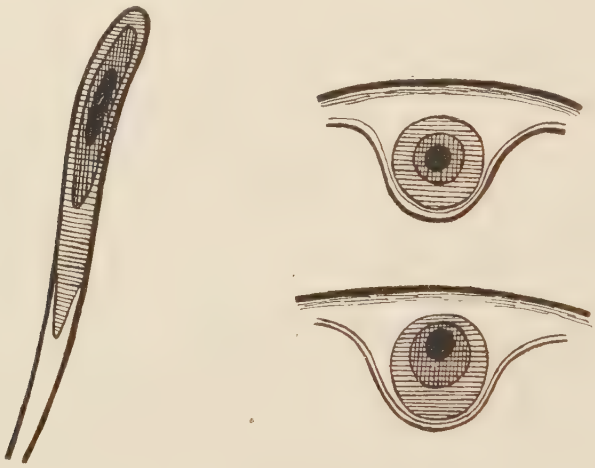


Abb. 4.
Schematische Darstellung der Lipochromausbreitung im einzelnen Ramus, links am Längsschnitt eines beinahe fertigen Ramus, rechts an Querschnitten von Epidermalleisten. Das Ausbreitungszentrum ist schwarz eingezeichnet, Zonen gleichzeitiger Farbausbildung verschieden stark schraffiert. Auf Querschnittsbildern ist konzentrische Farbausbreitung (oben) die Regel, exzentrische (unten) ziemlich selten zu sehen.

Die lipochromführenden Fettröpfchen sitzen erst dicht gedrängt an der Oberfläche der Zelle, solange sie da alle Platz finden. Allmählich tauchen aber immer mehr Tröpfchen auf, sodaß sie sich in mehreren Lagen aneinander legen. Schließlich ist in vielen Fällen, besonders im Zentrum der Ramogensäulen, der ganze Raum zwischen Zelloberfläche und Kern damit angefüllt. Sind nun die noch völlig unverhornten Zellen mit den Tröpfchen versorgt und es tritt kein weiterer Nachschub ein (6—8 Tage nach Auftauchen der ersten Fettfarbtropfen), so geht eine Veränderung der Tropfen vor sich. Sie werden allmählich, nicht alle gleichzeitig, kleiner und dichter, und dabei

wird auch ihre Farbe verändert. Während sie vorher noch hellrot bis zinnoberrot, oft mit etwas gelblichem Anflug, ausgesehen hatten, nehmen sie jetzt ein tiefes, bald helleres, bald dunkleres Karmin an; sie sehen dann aus wie feine in der Zelle dicht verstreute Schollen. Dieses Stadium beginnender Schollenbildung ist auf Tafel XIII, Abb. 7, dargestellt. Die karminroten Farbschollen sind oft, besonders am Anfang, außerordentlich klein und fein und es ist nicht immer ganz leicht, sie zu finden; teilweise liegt ihre Größe an der Grenze des Auflösungsvermögens einer Immersion. Zuerst beginnt die Schollenbildung bei den kleineren Tropfen, bald unterliegen ihr aber auch größere, sodaß Schollen verschiedenster Größe entstehen. Auch scheint vor der Schollenbildung ein Zusammenfließen der Tröpfchen häufig zu sein; denn die Schollen sind stets kleiner als ihre Ursprungstropfen, finden sich aber teilweise in recht erheblicher Größe vor, die sie entweder durch Zusammenfließen der sie bildenden Tröpfchen oder durch Zusammenschluß kleinerer schon gebildeter Farbschollen erreicht haben; es scheinen meinen Beobachtungen nach beide Wege zur Schollenvergrößerung vorzukommen. Die Gestalt der Schollen ist kantig, durchaus nicht mehr rundlich tropfenförmig, oft sind sie etwas runzelig, sie zeigen entschieden eine dichtere Konsistenz als die Fetttröpfchen, sie sind auch nicht mehr lichtbrechend, weniger durcheinend und viel intensiver gefärbt als jene, manchmal so, daß erst stärkste Durchleuchtung zeigt, daß sie nicht etwa schwarz, sondern wirklich karminrot sind. Alle Anzeichen sprechen für ein Ausfallen oder Zurückbleiben der Farben, während das bisher als Lösungsmittel dienende Fett verschwindet. Was aus diesem Fett wird, kann ich ebenso wenig sagen, wie ich Näheres über seinen Ursprung aussagen kann. Es taucht kurz vor oder wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Farbe in den zu färbenden Zellen auf und verschwindet wieder beim Beginn der Verhornung. Am ehesten ist wohl anzunehmen, daß dieses Lipoid nicht von außen bei der Farbbildung in die Zelle hereingebracht wird, sondern daß im Zusammenhang mit der Ablagerung des Farbstoffes in der Zelle das in ihr in feinster Verteilung stets enthaltene Lipoid durch eine Art von Entmischungsprozeß sich an einzelnen Stellen anhäuft und dadurch sichtbar wird (etwa ähnlich wie bei fettiger Degeneration). Entsprechend mag das Verschwinden der Tröpfchen die Wiederaufnahme des Lipoids in das kolloidale System der Zelle bedeuten, vielleicht im Zusammenhang mit der Verhornung.

Etwa gleichzeitig mit Beginn der Schollenbildung setzt auch die Verhornung ein. Zeitlich gesehen wenigstens, während sich die Kausal-

zusammenhänge eher so vermuten lassen, daß mit dem Beginn der Verhornung die Notwendigkeit entsteht, die diesen Prozeß behindernden Fettansammlungen wieder zu beseitigen, was dann wiederum zur Bildung der Farbrückstände oder zu Farbausfällungen führt. An den Wänden der Ramuszellen sind nicht selten als Zwischenstufe der Verhornung allerfeinste Tröpfchen (Keratohyalin) zu sehen. Sie haben zu den Farbtropfen oder -schollen zunächst keinerlei Beziehung, sondern bilden sich ganz neu und selbständig. Aber gleich bei ihrem Entstehen nehmen sie die Farbe der Schollen, also nicht das Hellrot der Tropfen, sondern das etwas dunklere Karmin, mit an; so setzt die Auflösung der Farbe im Gewebe mit dem Beginn des Verhornungsprozesses, bei Bildung der Hornvorstufen ein. Es ließ sich nicht einwandfrei feststellen, ob wirklich alle Farbtropfen vor der Auflösung der Farbe im Gewebe das beschriebene Schollenstadium durchlaufen, doch es scheint sehr wahrscheinlich. Denn ich fand nie etwa wieder entfärbte Fettropfen, wenn die Verhornung im Gange war, sondern immer nur die beschriebenen Farbschollen. Diese findet man während der Verhornung in allen Größen und in allen Stadien der Auflösung, wobei sie Farbhöfe verschiedener Dichte um sich zeigen. Daß sich erst bei beginnender Verhornung die Farbe richtig im Gewebe auflösen sollte, schien anfangs dem Verständnis Schwierigkeit zu bereiten. Es zeigte sich aber bei Präparation solcher Anlagen unter dem Binokular oder Mikroskop, daß gerade diese Vorstufen des Horns außerordentlich weich und dickflüssig sind, daß also die Ausbreitung einer Farbe in dieser Masse durchaus vorstellbar ist. In den nächsten Tagen nach Einsetzen der Schollenbildung und Verhornung verschwinden die Fettropfen langsam ganz, bis nur noch Farbschollen aller Größen zu sehen sind (ab 14. bis 17. Tag). Die Schollen verschiedener Größe sind nicht gleich häufig. Am Anfang der Schollenbildung sind in ganz überwiegender Anzahl die kleinen Karminschüppchen zu finden, die ihre Entstehung wohl je einem einzelnen kleinen Fettfarbtropfen verdanken, denn gelegentlich findet man Uebergangsstadien zwischen den Tropfen und den Schuppen. Sie verschwinden jedoch sehr bald wieder, denn gerade sie scheinen es zu sein, die durch baldige Wiederauflösung die erste Anfärbung des gesamten Keratohyalins gleich bei seinem Auftreten bewirken. Erst kurz nach dem ersten Erscheinen der gleichmäßig kleinen Karminschüppchen treten größere Schollen auf, die, wie schon erwähnt, zweifellos aus dem Zusammenschluß mehrerer Tropfen oder Schuppen ihren Ursprung nehmen. Die größten Schollen findet man naturgemäß, wenn eben alle Tropfen verschwunden sind, denn alle diese Schollen unterliegen ja sofort

nach ihrer Bildung wieder einer langsamen Auflösung. Außerordentlich große Schollen können annähernd die Größe einer Ramuszelle erreichen; sie haben oft auch bizzare Fortsätze, an denen ihre Wiederauflösung besonders gut zu verfolgen ist oder gelegentlich auch die Zusammensetzung aus vielen kleineren Schollen deutlich zu sehen ist. Während des ganzen Verhornungsprozesses bis zum Abfallen der Federscheide und dem Freiwerden der Feder sind Schollen zu finden (Tafel XIII, Abb. 8), manchmal sogar noch länger, denn die Innenteile der Rami sind zur Zeit des Abfallens der Federscheide meist noch nicht vollkommen verhornt und lassen eine weitere Auflösung von Farbe noch einige Tage lang zu. Erst in vollkommen ausgebildeten und schon mehrere Tage von der Federscheide befreiten Ramen sind keine Schollen mehr zu finden oder doch nur noch äußerst selten.

Während der Verhornung und des damit parallel gehenden Kleinerwerdens der Schollen kann man nicht selten direkt sehen, daß die Schollen sich tatsächlich auflösen. Man findet nämlich um manche Schollen eine Art Farbhof, ringsum vollkommen diffus gelöste Farbe, deren Dichte konzentrisch nach allen Seiten geringer wird und die allmählich in die Farbe des übrigen verhornenden Gewebes übergeht (Abb. 8): der Farbstoff löst sich regelrecht in der Hornsubstanz auf. Bei genauer Untersuchung findet man noch eine feinste Struktur in den einzelnen Rami, die ich in meiner vorläufigen Mitteilung über diese Untersuchungen [Desselberger (14)] auch schon erwähnte, ohne jedoch nähere Angaben über sie machen zu können. Inzwischen hat sich bei Untersuchung der weiteren Entwicklung älterer Stadien gezeigt, daß diese Struktur nicht in direktem Zusammenhang mit dem Farbstoff steht. Sie ist vielmehr dadurch bedingt, daß die im Verlauf der Verhornung sich bildenden äußerst feinen Hornfibrillen etwas intensiver gefärbt hervortreten, wodurch das Horn bei starker Vergrößerung eine etwas faserige Struktur zeigt (Abb. 8).

Für das Zustandekommen der Farbschollen als Rückstand der Fettfarbtropfen spricht auch ihr Verhalten bei der Lipozyanreaktion. Während das verhornende lipochromhaltige Gewebe einer Ramusanlage nach Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure eine hellblaue Färbung mit einem Stich ins Grünliche annimmt, erscheinen die Schollen selbst tief dunkelblau gefärbt, im gleichen Farbton wie die Umgebung, nur eben viel intensiver und tiefer. Dagegen sprechen sie auf keine Fettfärbung, die bei den Tropfen stets positiv ausfällt, mehr an, sodaß also tatsächlich wohl noch Farbe vorhanden ist, nicht mehr dagegen ihre lipoide Unterlage.

Zum Schluß der Beschreibung des Lipochromauftretens beim Bandfinken möchte ich ausdrücklich noch auf eine Tatsache hinweisen, die ich auch bei allen anderen Lipochromuntersuchungen bestätigt fand. Lipochrom tritt immer nur in den Zellen oder Zellkomplexen auf, in denen es bleibende Verwendung findet; nie wird es, wie Melanin manchmal, in besonderen Zellen gebildet und von diesen an den Bestimmungsort transportiert, ebensowenig tritt es an einer Stelle auf, wo nach beendeter Entwicklung kein Lipochrom mehr zu finden ist und von wo es also irgendwie wieder hätte resorbiert werden müssen.

C. Untersuchung der Entwicklung eines typischen gelben Lipochroms.

(Gelber Kanarienvogel.)

Das Auftreten eines gelben Lipochroms untersuchte ich an der gelben Zuchtrasse des Kanarienvogels. Im Prinzip erfolgt die Entwicklung des Lipochroms hier ähnlich wie in den roten Federn des Bandfinken, zeigt aber im einzelnen mancherlei Abweichungen von den dort geschilderten Vorgängen, die ich ausführlicher darlegen will, während ich mich in der Schilderung paralleler Vorgänge etwas kürzer fassen kann.

Von Anfang an ist das Auffälligste, daß die Anlage der gelben Federn des Kanarienvogels sich in morphologischer Hinsicht fast vollkommen normal entwickelt. Ganz im Gegensatz zu dem beim Bandfinken festgestellten Ausbleiben der Differenzierung der einzelnen Leisten der Anlage in Ramogensäule, Radiogen- und Interradiogenplatten werden hier alle diese Einzelteile richtig angelegt, wie ich es schon für eine normale Feder skizziert habe (Abb. 2a). Und die Entwicklung dieser Einzelteile wird auch trotz der prinzipiell ähnlichen Lipochromentwicklung durchgeführt: die fertige gelbe Feder hat normal entwickelte Rami mit Markzellen und Rindenschicht und mit ausgebildeten, bleibenden Radien. Allerdings sind die Radien nicht besonders stark, auch fehlen ihnen fast durchweg alle feiner differenzierten Gebilde wie Häkchen usw.

Wenn derartige Federanlagen schon ziemlich weit entwickelt sind, am 7.–9. Tage, tritt der erste gelbliche Schein etwa im distalen Drittel auf. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß diese blaßgelbe Farbe gebunden ist an Fettröpfchen, die in den Zellen der Radiogenplatten und der Rindenschicht, meist auch der Markschicht der Ramogensäulen liegen (Tafel XIV, Abb. 11). Eine ziemlich zu Beginn des Farbauftretens vorgenommene Fettfärbung zeigt, daß fast die ganze Anlage, von der Spitze bis beinahe zur Wachstumszone, in den bezeichneten Zellpartien

viele Fettröpfchen enthält (Tafel XIV, Abb. 10 u. 12). Die künstliche Fettfärbung weist somit zu Beginn der natürlichen Gelbfärbung schon viel weiter proximalwärts ausgebildete Fettropfen nach, als es die auftretende natürliche Lipochromfärbung vermuten läßt (vergl. Tafel XIV, Abb. 9. u. 10). Damit ist also gezeigt, daß die Fettropfen kurz vor dem Lipochrom auftreten und das Substrat für den Farbstoff bilden. Am 14.—15. Tag der Federentwicklung ist die Farbe in dem ganzen Federteil, der definitiv gefärbt werden soll, sichtbar; überall in den Zellen, die die Anlage der Rami und Radien bilden, tritt sie an Fetttropfen gebunden hochgelb auf. Es ist dabei zu bemerken, daß hier die einzelnen Zellen viel weniger Fettfarbtropfen enthalten, als dies beim Bandfinken der Fall ist, dagegen sind die einzelnen Tropfen im Durchschnitt erheblich größer, auch scheinen sie leichter zusammenzufließen (Abb. 11 u. 12). Im Verlauf des Federwachstums fällt auf, daß die ganze Entwicklung, Färbung und Verhornung in den Radiogenplatten etwas schneller vor sich geht als in den Ramogensäulen, sodaß die Radien meist etwas vor der zugehörigen Ramuspartie fertig ausgebildet sind. Auch hier beim gelben Lipochrom läßt sich eine Art von Verdichtung beobachten, doch sind solche Stadien hier nicht eben häufig zu finden, auch ist der ganze Vorgang gar nicht sehr ausgeprägt. Etwas häufiger in den Rami, sehr selten in Radien zeigen größere Tropfen eine auffallend intensive Gelbfärbung mit einer Andeutung von Orange, ja eher noch von Braun. Sie sind merkwürdig gerunzelt, wie zerknittert, auch sind sie weniger durchsichtig als richtige normale Tropfen. Sie sind nur in den Teilen der Anlage zu finden, die ganz allgemein eine starke Füllung mit Fettfarbtropfen zeigen. Sie scheinen die Parallelerscheinung zu den beim Bandfinken beobachteten Farbkonglomeraten darzustellen und machen auch durchaus den Eindruck starker Farbanhäufung. Zu der Zeit, da solche Farbausfällungen hier und dort zu sehen sind, etwa am 14.—16. Tag, beginnt die Verhornung. Die tröpfchenfeine Vorstufe des Horns konnte ich nur sehr selten beim Kanarienvogel sehen; ob sie tatsächlich hier teilweise nicht auftritt, kann ich nicht entscheiden. Der Farbstoff löst sich in dem entstehenden Horn vollkommen diffus auf. Auch hier ist keinerlei dem Farbstoff zuzuschreibende Struktur zu sehen, dagegen lassen sich ebenfalls oft etwas intensiver gefärbte Hornfibrillen feststellen. Wohl konnte ich auch hier an den erwähnten Farbschollen manchmal verfolgen, daß sie sich wieder auflösen und dabei ihre Farbe an das sich bildende Keratin abgeben. Aber die Farben sind unter einer starken Vergrößerung doch so blaß, daß es recht schwer ist, die feineren Vorgänge zu verfolgen. So war es

nicht zu sehen, ob alle gelbgefärbten Tröpfchen ein nachfolgendes Schollenstadium durchmachen oder ob sie teilweise ihre Farbe auch ohne weitere Zwischenstufe an das sich bildende Horn abgeben. Letzteres scheint mir der Fall zu sein, da ich ziemlich wenig solcher Farbschollen fand, ganz im Gegensatz zu den bei der Bildung roten Lipochroms gemachten Beobachtungen. Andererseits sind solche Farbschollen schwer zu erkennen, vor allem schwer von gefärbten Fetttropfen, ihren Vorläufern, zu unterscheiden. Solange sie noch eine nur geringe Menge eines Lipoids enthalten, färben sie sich ja auch mit Fettfarbstoffen wie die Fetttröpfchen; nur wenn sie ganz lipoidfrei sind (offenbar erst im letzten Stadium vor der beginnenden Wiederauflösung!) nehmen sie keine Fettfarbstoffe mehr an. Deshalb gelingt die färberische Unterscheidung nur bei den extremsten Stadien sicher. Nach Beendigung der Verhornung (20. –24. Tag) sind keinerlei Farbtropfen oder Niederschläge irgendwelcher Art mehr zu finden, alle Farbe ist im Horn gelöst. Und zwar sind gefärbt die Rami von ihren Spitzen an mehr oder weniger weit proximalwärts je nach dem Zeichnungscharakter der betreffenden Feder, ebenso alle den gefärbten Partien angehörenden Radien und auch der Federschaft selbst innerhalb des Lipochrombezirks der Feder. In den einzelnen Ramen sind nicht nur die verhornten Zellen der Rinde gefärbt, sondern auch die verhornten Wände der Markzellen manchmal ganz schwach gelblich.

Als ich Gelegenheit hatte, einige Federanlagen des hochgelben Safranfinken (*Sycalis flaveola*) zu untersuchen, machte ich daran genau die gleichen Beobachtungen, wie sie hier vom Kanarienvogel geschildert sind; es genügt also die Erwähnung dieser Tatsache.

Zur Ergänzung der histologischen Untersuchungen beim Kanarienvogel machte ich den Versuch, künstlich eine Farbe zur Einwanderung in die Federn zu bringen. Es ist nämlich den Kanarienzüchtern schon lange bekannt, daß manche Farbstoffe durch Verfütterung in den Federn zur Ablagerung gebracht werden können (Noorduijn, 43). Dieser Vorgang wurde von Sauermann (60) auf seine physiologischen Grundlagen untersucht bei einem der hierfür bekanntesten und geeignetsten Farbstoffe, dem Capsicin. Capsicin ist der Farbstoff des roten Pfeffers, stammt aus den Schoten verschiedener Capsicum-Arten und fällt auf durch sein krättiges und selektives Fettfärbungsvermögen (Okajima, 44). Sauermann wies nun durch Versuche nach, daß das Capsicin nur in Verbindung mit einem Fett im Körper und in den Federn des Kanarienvogels Aufnahme findet. Als der geeignetste Fettstoff stellte sich Triolein heraus, das in der Pflanze selbst und auch noch im roten Pfeffer das

Lösungsmittel für Capsicin bildet. Deshalb hat die Verfütterung von rotem Pfeffer meist Erfolg, nicht aber die Verfütterung reinen Capsicins. Da also das Capsicin ein den Lipochromen zum mindesten physiologisch verwandter Farbstoff zu sein scheint, versuchte ich, es in den Federn des Kanarienvogels zur Ablagerung zu bringen, um diesen Vorgang dann histologisch zu verfolgen. Ich extrahierte zu diesem Zweck aus rotem Pfeffer das Capsicin mit heißem Alkohol, dampfte vorsichtig ein und löste den unveränderten Rückstand in Triolein. Von dieser Lösung von Capsicin in Triolein injizierte ich dem Vogel täglich einige Tropfen per os mit einer Schlundsonde. Zugleich rupfte ich von Zeit zu Zeit Federn aus gelb gefärbten Körperpartien aus, um Neuwuchs zu veranlassen. Der Vogel überstand die lange Zeit fortgesetzte Kur ganz gut, aber es gelang mir nicht, die in der Literatur beschriebene Orangefärbung des Gefieders hervorzurufen. Nur das im allgemeinen ziemlich blaße Gelb wurde in einigen während der Versuchszeit neugebildeten Federn etwas tiefer und satter, beinahe mit einem Anflug von Orange. Die histologische Untersuchung verschiedener Entwicklungsstadien solcher Federn ergab stets genau dasselbe Bild wie bei den andern bisher untersuchten, nur mit dem unbedeutenden Unterschied, daß erst die Farbe der Fettropfen und später die der verhornenden Federteile ebenfalls ein klein wenig intensiver war. Da ich mich durch Versuche überzeugt hatte, daß das Capsicin mit abnehmender Konzentration seiner Lösungen in Alkohol oder Oelen immer gelblicher erscheint, so steht die Annahme nichts entgegen, daß die intensivere Gelbfärbung der Federn durch Ablagerung von ganz wenig Capsicin bedingt sein konnte. Endgültig zu entscheiden wage ich diese Frage noch nicht, die Versuchsergebnisse waren nicht eindeutig genug.

D. Eine rotgelbe Zwischenstufe.

(Stieglitz.)

Es ist bekannt, daß bei unseren einheimischen Vögeln die Lipochrome oft nicht sehr beständig sind. Das ist besonders an Käfigvögeln häufig zu beobachten, so beim Bluthänfling, Birkenzeisig, Kreuzschnabel u. a.; häufig weisen sie bei der ersten Mauser nach der Käfigung, manchmal auch erst bei einer späteren Mauser im neuen Kleid keine oder stark reduzierte Lipochrome auf, anscheinend sobald die Lebensbedingungen sich unter einen gewissen Grad verschlechtern. Das veranlaßte mich denn auch, wie oben schon gesagt, für meine Hauptuntersuchungen Exoten zu nehmen, deren Lipochrome erfahrungsgemäß auch unter nur

mäßig guten Lebensbedingungen vollkommen beständig sind. Aber im Anschluß daran wollte ich doch auch noch das Lipochrom bei einem einheimischen Vogel untersuchen. Ich wählte mir dazu den Stieglitz, denn ich hielt das Lipochrom seiner roten Gesichtsmaske für einigermaßen beständig, außerdem war es als intensiv leuchtende Farbe für histologische Untersuchungen geeignet, und schließlich erschien es mir unter dem Mikroskop als ein so merkwürdig gelbliches Rot, als eine Art Zwischenfarbe zwischen dem bisher untersuchten Rot und Gelb, daß es mich auch unter diesem Gesichtspunkt interessierte.

Die roten Federn der Maske des Stieglitz gleichen in ihrem Bau außerordentlich denen vom roten Kehlband des Bandfinken, das dort gegebene Schema (Abb. 1) läßt sich ohne weiteres auch für diese Federn hier anwenden: Der Basalteil ist normal ausgebildet, die Rami tragen Radien, beide enthalten Melanin; der distale Teil besteht aus lipochromgefärbten Rami ohne Radien oder sonstige feinere Differenzierung. Ich rupfte also meinen Stieglitzen wie üblich stufenweise die Maske, um Regenerate verschiedenen Alters zu bekommen. Aber die Masken regenerierten rein gelb, ich erhielt keine einzige rote Feder. Das Gelb glich im Ton und in der Intensität etwa dem des Flügelspiegels des Stieglitzes; es variierte etwas und zeigte gelegentlich einen Anflug von Orange. Da auch das Rot der normalen Maske etwas variiert und da ich außerdem einen Stieglitz mit einer orangerötlichen Maske gefunden hatte, deren Farbton genau zwischen dem roten und dem gelben Durchschnitt lag, so konnte ich eine vollständige Uebergangsreihe von roten zu gelben Federn aufstellen. Eine Feststellung ist dabei besonders interessant: Der kontinuierliche Uebergang der Farbe von einem Ende der Reihe bis zum andern und eine dazu parallel laufende ebenso gleichmäßige Strukturveränderung durch die Reihe hindurch. Während der basale Melaninteil der Federn immer gleichbleibend normal ausgebildet war, zeigte der distale Lipochromteil nach dem roten Ende der Reihe hin eine Tendenz zur Unterdrückung jeder feineren Differenzierung, nach dem gelben Ende hin die Tendenz, feinere Differenzierungen zuzulassen (Abb. 5). Am deutlichsten zeigte sich das an den Uebergangsstellen der einzelnen Rami vom Melanin- zum Lipochromteil. Während an dieser Stelle beim roten Ramus die Radien sehr schnell verkümmern und kurz hinter der Uebergangsstelle verschwinden und die Rindenschicht des Ramus in der Markschicht aufgehend mit dieser gemeinsam einen undifferenzierten Stab bildet, geschieht der Uebergang beim gelben Ramus ganz allmählich, nur langsam werden die Radien kleiner und schwächer und die im Melaninteil eingehaltene

Differenzierung des Ramus in Rinden- und Markschicht verliert sich gar nicht ganz. Die der Farbe nach Zwischenglieder zwischen diesen beiden Extremen bildenden Federchen sind immer ebenso auch der Struktur nach entsprechende Zwischenglieder.

Abb. 5.

Etwas schematisiert. Melanin schwarz, Lipochrom punktiert. Etwa 50 : 1. — Drei Rami dreier Federn mit verschiedenem Lipochromgehalt aus der Maske des Stieglitzes: links von einer roten, in der Mitte von einer orangeroten, rechts von einer gelben Feder (der wechselnde Lipochromgehalt ist durch verschieden enge Punktierung angedeutet). Diese Reihe zeigt bei stets gleichbleibender Ausbildung des Melaninteils der Feder die zunehmende Unterdrückung der Differenzierung mit steigendem Lipochromgehalt bezw. das Wiederauftreten der Differenzierung bei verringertem Lipochromgehalt. Steigende Differenzierungstendenz findet ihren Ausdruck zunächst in der Wiederausbildung von Radien, dann aber auch im Weitervordringen der im Melaninteil ausgebildeten Rindenschicht in den Lipochromteil.

Diese interessanten Feststellungen mußte ich leider damit bezahlen, daß ich die Entwicklung des eigentlichen Rot des Stieglitz nun nicht untersuchen konnte, denn alle Federn, die ich mir als Regenerate zog, wurden ja gelb. Diese gelben Federn zeigten in histologischer Hinsicht eine ganz interessante Zwischenstufe zwischen der beobachteten Art des Auftretens von rotem und gelbem Lipochrom. Die Entwicklung der Federstruktur erinnerte sehr an die beim Bandfinken beschriebenen

Verhältnisse: der größte Teil der Epidermalleiste wird von der Ramogensäule eingenommen, die nur stellenweise eine schwache Rindenschicht ausbildet. Im Gegensatz zu der beim Bandfinken beschriebenen Anlage werden aber sehr oft noch kleine, „stummelförmige" Radiogenplättchen angelegt (Abb. 2b, punktiert), ganz in Uebereinstimmung mit den oben beschriebenen morphologischen Eigentümlichkeiten der abnormen gelben Federchen. Der Beginn der Farbbildung erinnert ebenfalls an die beim Bandfinken vorliegenden Verhältnisse; es treten in kürzester Zeit außerordentlich viel Fettfarbtröpfen auf, die Zellen der Ramogensäulen und etwaiger Radiogenplättchen sind damit geradezu vollgepfropft in einem Ausmaß, wie ich es bei der Anlage von natürlicherweise gelben Federn nie sah; der Kanarienvogel und auch der sehr intensiv gelb gefärbte Safranfink haben viel weniger Fettfarbtröpfchen. Als ich diese Bilder zuerst sah, noch ohne zu wissen, daß die Federn gelb bleiben würden, stieß ich mich garnicht sonderlich an der (meiner Meinung nach wohl nur „zunächst") gelben Farbe der Tröpfen, zumal ja auch beim Bandfinken sehr blasse erste Farbstufen zu finden sind, sondern glaubte infolge der morphologischen Aehnlichkeit des Bildes mit dem mir vom Bandfinken geläufigen ohne weiteres hoffen zu dürfen, daß die Rotfärbung noch eintreten würde. Aber in der weiteren Entwicklung der Federchen konnte ich keinerlei steigende Konzentration der Farbe beobachten, und als die Verhornung begann, färbten sich die Hornvorstufen sofort gelb an, die Fettröpfchen verschwanden, die Verhornung nahm den normalen Verlauf, die Federn blieben gelb. Der Verlauf der Farbentwicklung, der zuerst in jeder Beziehung auf Rot angelegt war, wurde in Richtung auf Gelb abgebogen durch das Ausbleiben der bei Rotbildung beobachteten stärkeren Konzentration der Farblösung und endlichen Ausfällung des Farbstoffs. Daß bei der Bildung einer normalen roten Stieglitzfeder dieser Prozeß aber tatsächlich ganz ähnlich wie beim Bandfinken vor sich geht, glaube ich aus einer Beobachtung von Görnitz (26) schließen zu dürfen, der ohne nähere Kenntnis des Vorgangs der Lipochrombildung angibt, daß eingestreute rote Körnchen sich auflösen und mit ihrer Farbe das Gelb überdecken. Zu diesem letzten Stadium der Farbbildung scheint nun bei meinen Vögeln die Menge des eingelagerten Lipochroms nicht ausreichend gewesen zu sein; dabei ist es zunächst nicht einmal so sehr wichtig zu wissen, ob der Hinderungsgrund für weitere Lipochromablagerung die Jahreszeit war, in der die Versuche stattfanden (Herbst und Winter) oder die Zusammensetzung der Nahrung, des Lichtes oder sonst ein mir unbekannt gebliebener Grund.

E. Ergänzungsuntersuchung: Gelbes Lipochrom bei Papageien.

(*Melopsittacus undulatus* und *Agapornis personata*.)

Um die Art des Auftretens von Lipochromen in der Feder auch noch bei einer ganz anderen Vogelgruppe als der der bisher verwendeten Versuchstiere nachzuprüfen, untersuchte ich es bei zwei Papageienarten. Da die Ergebnisse bei beiden Arten ganz die gleichen waren, kann ich sie gemeinsam darstellen. Das eine Objekt waren die gelben Federn von der Brust der gelben Zuchtrasse des Wellensittichs, das andere die grünen von der Brust einer *Agapornis personata* Rchw. Die gelben Wellensittichfedern haben ganz den schon beim Kanarienvogel beschriebenen Habitus einer normal entwickelten Feder mit Radien. Das Grün einer Feder wie der von *Agapornis* kommt bekanntlich dadurch zustande, daß die Feder gelbes Keratin gepaart mit Blaustruktur aufweist. Dabei ist das Gelb nicht sehr intensiv, nicht einmal so intensiv wie das der Brustfedern des Wellensittichs. Auch diese grünen Federn haben Entwicklung und Habitus einer normalen Feder, wozu die Blaustruktur nur noch als Spezialeinrichtung, die aber für unsere Frage weiter nicht von Bedeutung ist, kommt.

Bei allen diesen Papageienfedern ist die Lipochromentwicklung ein sehr viel einfacherer Vorgang als bei den bisher besprochenen Federn. Eine sichtbare Färbung tritt nämlich erst auf mit dem Beginn der Verhornung, und zwar ganz strukturlos und diffus immer in den Rami und Radien, die eben anfangen zu verhornen. Vorher konnte ich weder Fett, Oel oder Farbe sehen, noch gelang es mir, etwas derartiges durch Färbung nachzuweisen. Es fällt also hier einfach die ganze erste Einlagerung der Farbe in Fettropfen und die folgende Wiederausfällung aus diesen völlig weg. Die Federanlagen selbst zeigen in ihrer ganzen Struktur ein normales Bild. Als erste beginnen, wie meist, die Radien zu verhornen. Bei der Verhornung umgeben sich die Zellen mit einer etwas zähflüssigen, fast ölig anmutenden, allmählich sich verdickenden Schicht, aus der die Hornfibrillen ganz langsam sich herausheben, es sieht aus, als trockneten sie heraus aus der die Zelle erfüllenden Hornvorstufe. Diese Substanz ist es, an die das Auftreten der Farbe gebunden scheint. Nie sah ich Farbe früher auftreten, aber stets wurde diese Hornvorstufe bei ihrem ersten Auftreten sofort licht gelb angefärbt, um allmählich ein noch intensiveres Gelb anzunehmen und in dieser Farbe zu verhornen. In der fertigen Feder sind dann durch Lipochrom gefärbt die Radien und die Kästchenzellen (modifizierte Rindenzellen) der Rami, während die Markzellen der Rami mit Melanin angefüllt

sind und dadurch den Hintergrund zur Erzielung der blauen Strukturfarbe abgeben. Diese Befunde an der gelben Papageienfeder erwähne ich hier im Anschluß an die Beschreibung der Lipochromentstehung bei Vertretern der *Passeres* als Beleg dafür, daß die Lipochromentwicklung in der Feder anscheinend bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen große Verschiedenheit aufweisen kann, insbesondere in Einzelheiten.

II. Diskussion der histologischen Befunde.

Bei der Besprechung meiner Untersuchungen traten mancherlei Fragen über Herkunft, Wesen und Verhalten der Lipochrome auf, ohne daß ich zunächst näher darauf einging. Es erschien mir praktischer, zuerst die Befunde an der Vogelfeder im Zusammenhang darzulegen, um dann die aus den Befunden zu ziehenden Folgerungen und ihre Einreihung in das bisher über Lipochrome Bekannte ebenfalls zusammenhängend erörtern zu können. Es zeigen sich zwei einigermaßen getrennte größere Fragenkomplexe, die mir die Einteilung zu einer Diskussion der histologischen Ergebnisse liefern:

1. Was ist zu sagen über das Lipochrom der Vogelfeder im Vergleich mit den bei anderen Tiergruppen gefundenen Lipochromen?
2. Was für spezielle Beziehungen bestehen zwischen Lipochrom und Feder?

Diese Scheidung in zwei große Fragenkomplexe, wie sie sich im Lauf der Untersuchungen von selbst ergab, hat noch einen besonderen Grund. Es läßt sich nämlich die Feder, ein Integumentgebilde, das wächst, seine enge physiologische Verbindung mit dem Körper allmählich verliert, abstirbt und zuletzt abgeworfen wird, im Hinblick auf Farbgebung nicht unmittelbar vergleichen mit den in der Haut lebenden und dauernd in engster physiologischer Beziehung zum Gesamtorganismus stehenden Farbzellen. Deshalb ist es praktischer und logischer, einerseits die Farbstoffe selbst und nicht die unter ganz verschiedenen Bedingungen lebenden farbtragenden Zellen physiologisch vergleichend zu betrachten und andererseits dann die besonderen morphologischen und physiologischen Verhältnisse, unter denen der Farbstoff gerade hier in der Feder auftritt, zu schildern.

A. Vergleich der Lipochrome der Vogelfeder mit den aus anderen Tierklassen bekannten Lipochromen.

Chemismus. — Da die Kenntnis der Lipochrome noch sehr im Werden ist und teilweise auch unter nomenklatorischer Verwirrung leidet, muß ich etwas weiter ausgreifen, um die Lipochrome der Vogel-

feder mit anderen bekannten Lipochromen in Verbindung zu setzen. Wichtig ist eine genaue Definition und, soweit möglich, auch eine chemische Eingruppierung der zur Rede stehenden Stoffe. Zuerst erfolgte die Zusammenfassung der aus den verschiedensten Organismen als Lipochrome bekannten roten und gelben Farbstoffe unter chemisch-physikalischen Gesichtspunkten (Krukenberg, 37). Als Charakteristikum wurde zunächst hauptsächlich ihre Löslichkeit in Fettlösungsmitteln (Chloroform, Aceton, Petroläther, Schwefelkohlenstoff usw.) angegeben. Da sie aber, abgesehen von diesen auch für Fette bezeichnenden tatsächlichen Löslichkeitsverhältnissen, auch außerordentlich häufig ihrerseits schon in Fett gelöst im Körper auftreten, so führte das oft zu Verwechslungen mit den heute als „Chromolipoide" bezeichneten Stoffen. Die Chromolipoide sind echte Lipoide mit Eigenfarbe, sie sind meist chemisch noch nicht sehr gut bekannt, haben aber auf alle Fälle mit den Lipochromen nicht viel mehr zu tun, als daß sie gelegentlich auch das Lösungsmittel für ein echtes Lipochrom darstellen können. Die Lipochrome selbst lassen sich durch charakteristische Reaktionen von allen anderen Stoffen unterscheiden und verdanken, wie schon gesagt, nur ihrer überaus häufigen Bindung an ein lipoides Substrat überhaupt die nicht seltene Verwechslung und Vermengung mit Chromolipoiden. Auch physiologisch unterscheiden sich Lipochrome und Chromolipoide weitgehend insofern, als Chromolipoide wohl nur in den seltensten Fällen etwas mit der Färbung des Integuments zu tun haben und bisher hauptsächlich aus Nervenzellen, manchen Drüsen und als sogenannte „Abnutzungspigmente" bekannt sind (Verne, 83).

Für die echten Lipochrome sind mehrere Reaktionen charakteristisch. Die einfachste und auch unter dem Mikroskop stets gut auszuführende ist die Lipozyanreaktion: Auf Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure tritt tiefblaue bis grünlichblaue Färbung auf. Außerdem geben sie bei Zusatz von Jodjodkalium eine blauviolette Farbe; durch Sauerstoff lassen sie sich leicht oxydieren und entfärben sich dabei; derselbe Vorgang findet bei Behandlung mit Chromsäure oder mit einer Lösung von Kaliumbichromat statt; spezifische Fettfärbemittel dagegen färben reine Lipochrome nicht. Verschiedene dieser Reaktionen werden aber im Gewebe oft dadurch gestört, daß das Lipochrom sehr häufig durch einen mehr oder weniger starken Zusatz von etwa als Lösungsmittel fungierendem Lipoid irgendwelcher Art verunreinigt ist. Dann fällt z. B. sofort die Fettfärbung positiv aus, während die Oxydierbarkeit herabgemindert wird, da das fette Substrat allen Erfahrungen nach das aufgenommene Lipochrom mehr oder weniger energisch gegen Oxydation zu schützen

scheint. Weitere an Lipochromlösungen ausführbare Erkennungsmethoden sind histochemisch nicht weiter von Interesse, so sehr sie im übrigen die Kenntnis der Lipochrome gefördert haben. Teils auf hauptsächlich chemischem Wege [Connor (8); Currie (11); Escher (19); Krukenberg (37); Lönnberg (39—41); Palmer (51); Regnier (54—55); Schulze (71); Willstätter und Escher (84)], teils auf dem Wege des physiologischen Experiments [Connor (8); Coward (9); Palmer (46—51); Sauermann (60); Schereschewsky (63)] ist es gelungen festzustellen, daß die Lipochrome der Gruppe der als Carotinoide bezeichneten Farbstoffe angehören und meist, wenn nicht sogar durchweg, ursprünglich den Pflanzen entstammen, wo besonders wichtige Vertreter wie Carotin und Xanthophyll schon länger untersucht und bekannt sind. Diese Körper sind ungesättigte Kohlenwasserstoffe, deren Konstitution im einzelnen noch nicht geklärt, deren Bruttoformeln aber z. T. bekannt sind, so Carotin $C_{40}H_{56}$, Xanthophyll $C_{40}H_{56}O_2$. Für sie sind die oben schon erwähnten Reaktionen charakteristisch.

Herkunft. – Die weitgehend gelungene Identifikation vieler tierischer Lipochrome mit bekannten pflanzlichen Carotinoiden hat die Frage nach ihrer Herkunft in ein neues Licht gerückt. Während man vorher sehr im Zweifel sein konnte darüber, ob diese Farbstoffe im Tierkörper autochthon entstehen oder aufgenommen werden, und während auch rein chemische Identifikation dieser Farbstoffe mit pflanzlichen Farbstoffen diese Frage nicht ganz befriedigend klären konnte, brachten hier die bisher unternommenen physiologischen Experimente die exogene Entstehung der Lipochrome zu großer Wahrscheinlichkeit [Connor (8); Coward (9); Palmer (46—51); Sauermann (60)]. Zunächst ist wichtig die Feststellung, daß überhaupt exogene Farbstoffe vom Körper aufgenommen und abgelagert werden. Für künstliche spezifische Fettfarbstoffe (Sudan III, Scharlach) wurde das schon mehrfach bestätigt, so von M. B. Schmidt (68) an Mäusen, von Gage and Gage (22) an Hühnern; Bedingung des Eindringens solcher Farbstoffe in den Körper ist, daß sie in einem Oel oder Fett gelöst aufgenommen werden. Ist das der Fall, so scheinen sie an dieses Lösungsmittel oder an eines seiner Spaltprodukte gebunden aus dem Verdauungskanal bis an die Ablagerungsstellen (Fettpolster unter der Haut und in der Muskulatur, auch Drüsen) zu gelangen. Dabei nehmen sie ihren Weg über die Körperflüssigkeiten. Im tierischen und menschlichen Blut wurden Carotinoide nachgewiesen [Heim (32); Palmer (46, 51); Verne (83) u. a.]; ergänzend haben physiologische Versuche ergeben, daß Injektion auch sehr großer Carotinoidmengen für den Organismus unschädlich

ist und keinerlei toxische oder andere Wirkungen im Gefolge hat (Connor, 8). Von den Capillaren aus werden die einzelnen Zellen vollends durch die Gewebsflüssigkeit mit Carotinoiden versorgt. Ein Beispiel für eine auf dem Weg über Verdauungstraktus, Blut und Lymphe erfolgende zeitweilige Ueberschwemmung des Körpers mit einem Carotinoid ist vom Menschen wohlbekannt: Säuglinge, die regelmäßig Karottensaft als vitaminreichen Nahrungszusatz bekommen, nehmen das Carotin in den Körper auf und bekommen eine mehr oder weniger gelbliche Hautfarbe; beim Wegfall dieser Ernährung wird die Hautfarbe allmählich wieder normal. Dabei wird zweifellos das abgelagerte Carotin auf dem gleichen Wege wieder abtransportiert, auf dem es gekommen war, wie das ebenfalls im tierischen Organismus von Carotinoiden schon mehrfach beobachtet ist, so von L. S. Palmer (46) an Hühnern und von P. Schulze (71) an Käfern. Besonderes Interesse beanspruchen für die vorliegende Untersuchung aber die Versuche von Sauermann (60), denn sie zeigen, daß derartige Farbstoffe auf die geschilderte Weise auch in der Vogelfeder, solange sie während ihrer Entwicklung mit dem Stoffwechsel des Körpers in Verbindung steht, zur Ablagerung gelangen können. Er untersuchte die Züchtern schon länger bekannte Möglichkeit (Noorduijn, 43), die Gefiederfarbe des Kanarienvogels durch Farbfütterung während der Mauser zu verändern. Der bekannteste der dabei verwendeten Farbstoffe ist das Capsicin, eine rote, aus den Schoten von Capsicum-Arten gewonnene Farbe, wohl auch ein Carotinoid. Der springende Punkt auch bei diesen Versuchen ist, daß die verwendeten Farben spezifische Fettfarbstoffe sind, an ein Oel oder Fett gebunden verfüttert und ebenso nur in vorher schon lipochromhaltigen Gefiederpartien abgelagert werden. Allerdings ließ sich Sauermann bei seinen Experimenten auf irgendwelche histologischen Untersuchungen an den verfärbten Federn nicht ein; und mir gelang, als ich dies nachholen wollte, die Verfärbung nur sehr unvollkommen. Sauermann gibt nur an, daß es mit großer Wahrscheinlichkeit Triolein sei, worin gelöst die Farbstoffe in der Feder abgelagert werden; auch schon in der Pflanze ist z. B. das Substrat für Capsicin das Triolein.

Diese Versuche, die die Möglichkeit der Ablagerung exogener Fettfarbstoffe im Tierkörper zeigen, wurden ergänzt durch die Versuche von L. S. Palmer und Mitarbeitern (46 - 51). Palmer wies nach, daß das im Körperfett, Blutserum und Eidotter von Hühnern auftretende gelbe Pigment ein tatsächlich exogenes Carotinoid aus der Xanthophyllreihe ist. Er kam zu diesen Ergebnissen durch systematische Fütterung mit vollkommen xanthophyllfreiem Futter und durch Unterbrechung

der xanthophyllfreien Fütterung durch normale Fütterung, wobei dann sofort das gelbe Pigment sich im Körperfett oder Eidotter (in einer Legeperiode!) einstellte. Aus der Menge der Nachweise von Carotinoiden im Körper von Tieren der verschiedensten Klassen, wie sie zu einem großen Teil von J. Verne (83) zusammengestellt sind, hebe ich die Palmerschen Versuche deshalb besonders hervor, weil sie wirklich exakt auch die exogene Herkunft der im Tierkörper beobachteten Carotinoide nachweisen, die sonst oft einfach aus der chemischen Identität gefolgert wird. Rein chemische Identifizierung ist von Wert für die Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse der Farbstoffe, hat aber für die Folgerung exogener Herkunft doch nicht immer genügend Beweiskraft.

Im ganzen ist aber unsere Kenntnis der tierischen Lipochrome und insbesondere ihrer Herkunft doch noch nicht so weit, daß man die dargelegten Ergebnisse nun schon allzusehr verallgemeinern dürfte. Dem steht bis jetzt noch entgegen, daß die Verwandtschaftsverhältnisse der Carotinoide unter sich bisher sehr ungenügend bekannt sind und daß im Tierreich manche von den Pflanzen unbekannte Stoffe dieser Gruppe vorzukommen scheinen. Weiterhin kommen die verschiedensten, auch durch Färbung unterschiedenen Oxydationsstufen vor; außerdem scheint die große Mannigfaltigkeit der Lipochrome mit auf dem Vorkommen von vielerlei Isomeren zu beruhen, und endlich verändert sich die in Erscheinung tretende Farbe des gleichen Stoffes mit wechselnder Dichte seiner Lösung oder Ablagerung. Dies alles erschwert eine genaue Kontrolle der tierischen Lipochrome, besonders auch inbezug auf ihre Herkunft. Und wenn es auch in manchen Fällen bis jetzt gelungen ist, die exogene Herkunft eines Carotinoides sicherzustellen, so wissen wir damit zwar, daß der Körper imstande ist, Carotinoide aufzunehmen und abzulagern, wir wissen aber noch keineswegs, ob er nicht doch auch in manchen Fällen die Fähigkeit hat, aufgenommene Carotinoide umzubilden oder gar selbst welche darzustellen.

Für diese Fragen nach Herkunft und Verwandtschaft der Lipochrome suchte ich auch bei meinen Untersuchungen an der Vogelfeder Anhaltspunkte zu gewinnen. In der ersten Zeit meiner Untersuchungen glaubte ich mich auf Grund der histologischen Vorgänge für Entstehung des Farbstoffs an Ort und Stelle entscheiden zu müssen, wie ich das ja auch in meiner vorläufigen Mitteilung über den Gegenstand aussprach (Desselberger, 14). Veranlaßt wurde ich zu dieser Anschauung dadurch, daß ich bei allen meinen Objekten die Fettfarbtröpfchen zu Beginn der Färbung eine ganze Farbenskala durchlaufen sah (so besonders beim Bandfinken von hellgelb über orange zu zinnoberrot), was

ich für Anzeichen des Ablaufs eines chemischen Bildungsprozesses hielt. Inzwischen habe ich mich aber davon überzeugt, daß diese Farbenleiter sehr gut und genau auch einen anderen Vorgang illustrieren kann, nämlich die steigende Konzentration der Farblösung im Laufe ihres Auftretens. Daß es sich bei manchen an den Lipochromen beobachteten Erscheinungen um reine Verdichtungsvorgänge handeln könne, darauf brachte mich zuerst die Beobachtung der Farbschollenbildung, wie ich sie beim Bandfinken beschrieben habe. Und als ich bei der Herstellung von Lösungen künstlicher und natürlicher Fettfarbstoffe feststellte, daß die tatsächlich in Erscheinung tretenden Farben der Lösungen je nach Konzentration und Lösungsmitteln in sehr weiten Grenzen schwankten, machte mir die Erklärung der steigenden Intensität der Farbe in den Tröpfchen als Ergebnis steigender Konzentration der Lösung keine Schwierigkeit mehr. Die ganze Frage nach der Herkunft und Entstehung der Lipochrome wird wohl kaum auf Grund histologischer Befunde allein entschieden werden können, sondern vor allem weiterer physiologischer Versuche zur sicheren Lösung bedürfen. Aber sie mußte doch hier erörtert werden, da die histologische Untersuchung immerhin gezeigt hat, daß die beobachteten Farbbildungsvorgänge durchaus im Einklang zu bringen sind mit den bisher bekannten Tatsachen über die Physiologie der Carotinoide und der Vorstellung einer Ablagerung des Farbstoffes kein Hindernis bieten.

Verwandtschaftsverhältnisse. — Bei Untersuchungen der Lipochrome wurde oft eine etwas willkürliche Nomenklatur angewandt (z. B. Krukenberg). Denn viele Lipochrome wurden teils einfach nach ihrem Aussehen benannt („Zoonerythrin", „Zoofulvin", „Zooxanthin" usw.), teils auch auf Grund chemischer Untersuchungen klassifiziert, aber ganz ohne Berücksichtigung ihrer Physiologie. Nun gibt es zweifellos eine ganze Reihe verschiedener Lipochrome im Tierreich überhaupt und auch in der Vogelfeder; das geht jetzt schon aus den chemischen Untersuchungen hervor. Andererseits scheint mir jedoch die Eigenart der Lipochrome, je nach der verschiedenen Konzentration ihrer Lösungen und eventuell auch je nach dem Lösungsmittel recht verschiedene Farbeffekte hervorzurufen, nicht immer genügend berücksichtigt zu sein. Das liegt mitbegründet in der Natur der Untersuchungen der Lipochrome, die sich zur weitaus größeren Zahl auf extrakt-chemischem oder histochemischem Weg bewegten und in viel geringerem Maße der Histogenese dieser Farbstoffe gewidmet waren. Die bei histologischen Untersuchungen der Lipochrome in verschiedenen Tiergruppen gemachte Feststellung, daß Lipochrome verschiedener Farbe ineinander übergehen

können, mahnt zur Vorsicht in ihrer Benennung und Klassifizierung, die ganzen bisher vorliegenden Tatsachen weisen auf sehr nahe Verwandtschaft, oft Identität verschiedenfarbig aussehender Lipochrome hin. Da mir auch bei der Untersuchung der Lipochrome der Vogelfeder diese Tatsache besonders auffiel, und da sie bei einer Klassifizierung der Lipochrome mehr als bisher berücksichtigt werden muß, will ich etwas näher auf die Einzelheiten eingehen. Von Bedeutung für diese Frage sind die in den histologischen Bildern immer wieder auftretenden und auch bei Tieren verschiedener Klassen sich wiederholenden Verdichtungsvorgänge. In den roten Federn des Bandfinken werden aus den orangeroten Tropfen, die die Lösung eines Carotinoids in einem Fett darstellen (Fettfärbung positiv, Lipozyanreaktion positiv), tiefrote ziemlich undurchsichtige Schüppchen und Schollen, die zweifellos den Lösungsrückstand, das ausgefallene reine Carotinoid bilden (Fettfärbung negativ, Lipozyanreaktion sehr intensiv). Hier zeigt also dasselbe Carotinoid je nach der Art seines Auftretens erheblich verschiedene Farben und Eigenschaften. Aehnliche Verhältnisse scheinen auch in den Stieglitzfedern vorzuliegen. Weiterhin spricht für die Annahme wechselnder Konzentration desselben Lipochroms das Vorkommen verschiedener lipochromatischer Farben an den gleichen Körperpartien verschiedener Individuen derselben Art: das bekannteste Beispiel hiefür ist wohl der männliche Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*), dessen Brust- und Bauchfedern von lichtem Gelb bis zu sattem Ziegelrot je nach Alter und Konstitution variieren. Auch bei meinen Bandfinken konnte ich beobachten, daß das junge Männchen ein viel helleres und blasseres Kehlband trägt als das alte Männchen; und endlich gibt es auch Federn, die normalerweise gleitende Uebergänge von Hellgelb zu leuchtendem Rot zeigen (*Pteroglossus sanguineus*). Auch der Mechanismus der Kreuzung und Vererbung von rotem und gelbem Lipochrom bei Vögeln gleicher und nahverwandter Arten scheint für eine Identität dieser Farbstoffe, mindestens innerhalb gewisser Gruppen (z. B. *Passeres*), zu sprechen. Denn bei Kreuzungen zwischen Tieren mit gelber bezw. roter Farbe an derselben Stelle (z. B. gelber Kanarienvogel mit Kapuzenzeisig (*Spinus cucullatus*) oder mit Stieglitz), zeigen die Bastarde in den Partien, die beim einen Elter gelb, beim andern rot sind, weder Scheckung noch Dominanz der einen oder anderen Farbe, sondern stets eine orangerote Zwischenfarbe (Duncker, 16, 18), deren Auftreten zwanglos als eine mittlere Konzentration der Farbe des Bastards zwischen den von den beiden Eltern vererbten verschiedenen Konzentrationsstufen zu erklären ist. Daß die Annahme der Bildung eines

neuen Lipochroms beim Bastard nicht in Frage kommt, war auch Duncker klar, als er die Fettfarbstoffvererbung im Sinne einer physiologischen Vererbungstheorie zu klären suchte (18). Er half sich durch die Annahme eines „Prolipochroms", das bis zu einem gewissen Grade ausgebildet sein müsse, ehe die eigentliche Farbbildung beginnen könne. Je nachdem nun die für die Farbbildung unerläßliche Stufe der Prolipochrombildung früher oder später in der Entwicklung der Federkeims erreicht wird, bleibt für die Farbbildung selbst mehr oder weniger Zeit bis zum Abschluß der Federentwicklung, und je nach der zur Ausbildung der Farbe zur Verfügung stehenden Zeit entsteht eine blassere oder intensivere Färbung. Mit Hilfe dieser Theorie ließen sich zu seinen experimentellen Ergebnissen gut passende Erbschemata aufstellen, aber die physiologischen Grundlagen dieser Schemata waren eben rein hypothetischer Natur. Richtig ist sicher, daß es die Konzentration des auftretenden Farbstoffs ist, welche die verschiedenen Färbungscharaktere hervorbringt. Nicht zutreffend ist dagegen die Annahme eines Prolipochroms, wobei Duncker vielleicht der Gedanke einer fermentativen Lipochrombildung an Ort und Stelle vorgeschwebt haben mag. Denn wie sich bei dem Vergleich meiner Beschreibungen der Bildung von rotem und gelbem Lipochrom zeigt, sind es nicht die ersten Phasen, das Auftreten und Anfärben der Fettröpfchen, als vielmehr die letzten Phasen der Lipochromausbildung, die Menge der Ablagerung, wodurch sich die Histogenese gelben und roten Lipochroms unterscheidet. Will man also einen den physiologischen Vorgängen bei der Entstehung der beschriebenen verschiedenen Farbstufen entsprechenden Erbfaktor einführen, dann etwa die Fähigkeit, den Farbstoff in bestimmter, bei Rot also in hoher Konzentration an den in Betracht kommenden Stellen abzulagern. Bezeichne ich das Vorhandensein der Fähigkeit zur Rotbildung mit KK, so haben Kapuzenzeisig und Stieglitz die Erbanlagen KK, der gelbe Kanarienvogel kk, die Bastarde Kk. Andere Vererbungsversuche, bei denen von einer Seite ein Faktor für den Ausfall einer Lipochromfärbung (entweder Rot oder Gelb) in den Erbgang hereingebracht wurden (Duncker, 16, 17), ergaben, daß dabei niemals nur eine Lipochromfärbung ausfällt und die andere bestehen bleibt, sondern immer entweder alle Lipochromfärbungen ausfallen oder alle erhalten bleiben. Rote und gelbe Lipochromfärbung unterliegt also genau den gleichen Faktoren, was ihr Auftreten oder ihren Ausfall anbelangt. Genau dasselbe zeigen einige vom Stieglitz beschriebene Schizochroismen (Rensch, 56; Stresemann, 77), bei denen Rot und Gelb stets aneinander gekoppelt erscheinen und nie einzeln dem Ausfall

unterliegen. In diesem Zusammenhang ist auch noch ein merkwürdiger Geschlechtsdimorphismus und sein Verhalten bei Mutation zu erwähnen. Es sind ja manche Mutanten aus der Vogelwelt bekannt [van Heurn (34); Stresemann (73—76)], bei denen ein Melanin und ein Lipochrom in bestimmten Gefiederpartien sich gegenseitig ersetzen können, so *Poëphila gouldiae* bezw. *mirabilis* mit schwarzem bezw. rotem Gesicht oder *Chlorophoneus multicolor* bezw. *nigrothorax* mit orangeroter bezw. schwarzer Kehle und Brust. Bei einem Loriiden nun, *Charmosyna stellae goliathina*, sind in beiden Geschlechtern Kopf, Brust und Oberrücken rot, bei der Mutante *atrata* schwarz; der Bürzel ist beim *goliathina*-♂ rot, beim *goliathina*-♀ gelb, in der Mutante *atrata* beim ♂ rot, beim ♀ grün. Daraus scheint hervorzugehen, daß rotes Lipochrom und Melanin sich nur ersetzen oder verdrängen, nicht dagegen gemeinsam vorkommen können (wie auch bei *Poëphila gouldiae* u. a.), während diese Möglichkeit bei gelbem Lipochrom und Melanin vorhanden ist, denn Grün ist ja nichts anderes als Gelbfärbung im Zusammenwirken mit einer auf Melaningrundlage ausgebildeten Blaustruktur (vergl. auch gelber und grüner Wellensittich!). Auch diese Erscheinung läßt sich in die dargestellten Zusammenhänge einfügen. Es ist anzunehmen, daß der Ablagerung von Farbstoffen in der Feder gewisse Grenzen gezogen sind. Diesen Grenzen nähert sich die zur Schwarzfärbung nötige intensive Melaninablagerung, vor allem aber die zur Rotfärbung erforderliche dichte Lipochromablagerung, während zur Gelbfärbung nur eine schwache Lipochromeinlagerung nötig ist. Deshalb ist eine Summierung von Melanin und Gelb für die Feder noch tragbar, diejenige von Melanin und Rot dagegen anscheinend nicht mehr; doch wird der Wegfall der letzteren Farbkombination zweifellos noch unterstützt durch ihren sehr zweifelhaften färberischen und daher mangelnden selektiven Wert.

Daß das Erscheinen verschiedener Farben oft lediglich auf verschiedene Konzentration des sie bedingenden Lipochroms zurückzuführen ist, suchte ich zunächst einmal mit Beispielen aus der Vogelwelt zu belegen. Beim Vergleich mit Untersuchungen über die Lipochrome anderer Tierklassen fand ich aber auch dort noch eine Reihe von Belegen für diese Annahme. So wurde bei Wirbellosen mehrfach schon ein enger genetischer Zusammenhang zwischen rotem und gelbem Carotinoid festgestellt, derart, daß stets Gelb die Vorstufe von Rot ist und daß der rote Farbstoff meist höhere Dichte und etwas andere Löslichkeitsverhältnisse als der gelbe zeigt, so bei Crustaceen [Balss (3), Degener (13), Fuchs (21), Heim (32), Verne (83)] und Insekten

[Biedermann (5), Fuchs (21), Henke (33), P. Schulze (71)]. Besonders eingehend sind die Chromatophoren der Fische untersucht, und auch hier wird oft die Bildung roter Kondensationsprodukte oder Niederschläge aus gelbroten Farblösungen mit allen Uebergängen beschrieben [Ballowitz (1, 2), Cunningham & Munn (10), Rauther (53), Schnakenbeck (69)]. Bei den Fischen ist auch noch eine andere Beobachtung Schnakenbecks zu erwähnen, die ebenfalls dafür spricht, daß das rote Lipochrom nur einer Verdichtung des gelben seinen Ursprung verdankt. Bei manchen Fischen überwiegen nämlich an Stellen mit lockerer Melanophorenlagerung die Lipophoren mit gelbem Farbstoff, während an Stellen dichter Melanophorenlagerung die Lipophoren mit rotem Farbstoff überwiegen: also an Stellen mit allgemein stärkerer Pigmentierungspotenz überwiegt Rot, an Stellen allgemein schwächerer Pigmentierung Gelb! Dasselbe Prinzip läßt sich auch bei Vögeln feststellen, so trägt z. B. bei *Pericrocotus*-Arten das ♂ Schwarz und Rot, das ♀ Grau und Gelb in seinem Kleid. Und wie Ballowitz bei den Fischen wechselnde Farbe der Erythrophoren auf verschieden dichte Lagerung der Farbkörnchen zurückführt, so gibt auch W. J. Schmidt (64) in seinen Untersuchungen über die Chromatophoren der Reptilienhaut die verschiedene Konzentration der Farbstofflösungen als Ursache für die verschiedenen Farberscheinungen an. Und aus der Amphibienhaut beschrieb er (65, 67) ebenfalls alle Uebergänge von gelben Lipochromtröpfchen zu roten Lipochromschollen. Endlich sind auch aus der Vogelhaut Lipochromvorkommen bekannt, bei denen verschiedene Konzentration des in Fettropfen gelösten Farbstoffes verschiedene Farberscheinungen bedingt [Hasskö (29), Regnier (54, 55), W. J. Schmidt (66) und eigene Untersuchungen gefärbter Rachen von Jungvögeln].

Zusammenfassung. Beim Vergleich der Lipochrome der Vogelfeder mit den Lipochromen im Integument anderer Tierklassen muß immer die schon oben erwähnte Tatsache berücksichtigt werden, daß die Vogelfeder nur während ihrer Entwicklung mit dem Körper in Stoffwechselverbindung steht und später ein totes Integumentgebilde darstellt, während die zum Vergleich herangezogenen Lipochrome im Integument der verschiedensten anderen Tiere bis zu dem in den Elytren der Käfer abgelagerten Farbstoff mit dem Körper in ständiger Stoffwechselverbindung bleiben. Aus diesem Grund ist auch die endgültige Unterbringung des Farbstoffs in der Vogelfeder ganz anders als sonst überall. Daraus ergibt sich von selbst, daß zum eigentlichen Vergleich nur Eigenschaften geeignet sind, die tatsächlich als für die Lipochrome charakteristisch und allgemein gültig angesehen werden

können, während alle Färbungseigentümlichkeiten, die auf die farbentwickelnden oder farbtragenden Zellen zurückzuführen sind, für einen allgemeinen Vergleich nicht zu gebrauchen sind. Nur so lassen sich einige ganz allgemein bezeichnende physiologische Eigentümlichkeiten der Lipochrome im tierischen Organismus herausstellen, in denen auch die untersuchten Lipochrome der Vogelfeder gut mit den anderweitig bekannten Lipochromen übereinstimmen, nämlich:

Auftreten im Tierkörper hauptsächlich, vielleicht sogar einzig als exogene Stoffe pflanzlicher Herkunft;

Ablagerung erfolgt meist, besonders anfänglich, in Form von Farblösungen in einem lipoiden Substrat;

Wechselnde Konzentration des Farbstoffs bedingt sehr wechselnde Farberscheinungen;

Neben den Farblösungen, oder oft als darauf folgende Entwicklungsphase sogar ausschließlich, treten Ausfällungen des Farbstoffs auf, die naturgemäß etwas andere physikalisch-chemische Eigenschaften zeigen, als die Fettfarblösungen;

Die beiden letzten Punkte lassen vermuten, daß in vielen Fällen verschiedenen Farberscheinungen zugrundeliegende Carotinoide identisch sind.

B. Das Lipochrom in seinen Beziehungen zu den speziellen Pigmentierungs- und Strukturverhältnissen der Feder.

Im vorhergehenden Abschnitt wurden die den Lipochromen ganz allgemein innerhalb der verschiedensten Organismen zukommenden Eigenschaften erörtert. Aus den angegebenen Gründen ging ich absichtlich nicht weiter auf die Träger dieser ganzen Farbvorgänge, die Lipochromzellen, ein. Besondere Begleiterscheinungen der Lipochrombildung innerhalb der Vogelfeder sollen nun in diesem Abschnitt besprochen werden. Zuerst will ich einen kurzen Vergleich zwischen Melanin- und Lipochrombildung in der Federanlage ziehen; wichtiger scheinen mir aber die Beeinflussungen der Federstruktur und dadurch des ganzen Federkleids durch die Lipochrombildung, worauf ich in zwei weiteren Abschnitten eingehen will.

1. Melanin- und Lipochromausbildung in der Federanlage.

Dieser Abschnitt bildet eigentlich nur ein unter einem besonderen Gesichtspunkt eingeschaltetes Uebergangsstück zwischen der allgemeinen Physiologie der Lipochrome und dem folgenden Abschnitt über ihr spezielles Verhältnis zur Feder. Während wir von den Lipochromen

nicht wissen, ob sie überhaupt im tierischen Organismus gebildet werden können, ist der Vorgang autochthoner Melaninbildung aus bestimmten Eiweißkörpern durch fermentative Oxydation dort schon lange nachgewiesen. Der spezielle Chemismus der Melaninbildung kommt für den vorliegenden Vergleich nicht in Betracht, ich gehe deshalb nicht weiter darauf ein. Jedenfalls stehen, ganz abgesehen von allen chemischen Einzelheiten, im allgemeinen sich scharf gegenüber die Melanine als Farbstoffe, die im tierischen Körper selbst an Ort und Stelle fermentativ aus bestimmten Vorstufen gebildet werden, und die Lipochrome als exogene Farbstoffe, die nach unserer bisherigen Kenntnis niemals an Ort und Stelle auf Grund chemischer Reaktionen entstehen, sondern in sehr geringer Konzentration in den Körperflüssigkeiten gelöst an ihren Bestimmungsort gebracht und dort in irgend einer Form abgelagert werden. Dieser Unterschied in der Bildung des Farbstoffes hat im histologischen Bild sichtbare Folgen entwicklungsmechanischer Art. Die Melaninbildung ist nämlich Aufgabe einzelner eigens hierfür bestimmter oder ausgerüsteter Zellen. Diese Zellen stammen aus der den epidermalen Teil der Federanlage gegen die Pulpa abgrenzenden Cylinderzellschicht oder auch aus dem intermediären Zellmaterial. Sie sind vor Beginn der Melaninbildung nicht oder nur in ganz seltenen Fällen durch etwas bedeutendere Größe von den Nachbarzellen zu unterscheiden. Bei der Melaninbildung füllt sich der Zellkörper sehr schnell mit Melaninkörnchen oder -stäbchen und schwillt dabei oft auch noch an. Und dann erst beginnt die Versorgung der eigentlich durch das Melanin zu färbenden Zellen, meist der Radien, mit dem Farbstoff, indem ihnen die Melaninkörnchen durch lange Ausläufer der Melaninbildungszellen zugeführt werden. Die Melaninbildungszellen geben dabei meist ihr ganzes Melanin ab und scheinen dann zugrunde zu gehen. In Federn, deren Rami in der Markschicht sehr viel Melanin enthalten, haben diese Markzellen anscheinend auch die Fähigkeit, selbst das Melanin für ihren Bedarf zu bilden; sie haben sich ja im übrigen nicht weiter zu differenzieren. Dagegen in allen hochdifferenzierten Federteilen, so stets in den Radien, wird das Melanin nicht an Ort und Stelle gebildet, sondern immer eingeführt. Derartige Vorgänge sind bei der Lipochrombildung nie zu beobachten. Lipochrom wird nie in einer anderen Zelle abgelagert als dort, wo es in der fertigen Feder auch tatsächlich in Erscheinung treten soll; spezielle Farbbildungs- oder Farbverteilungszellen treten nicht auf. Das wird sich wohl damit in Zusammenhang bringen lassen, daß hier der Farbstoff schon fertig vorliegt und nur am Bestimmungsort abgelagert zu werden braucht, sodaß der beim Melanin

in den beschriebenen Melaninbildungszellen vor sich gehende eigentliche Farbbildungsprozeß hier ausfällt und deshalb auch keine Zellen für diesen Vorgang benötigt werden.

Eine ebenfalls unter den Vergleich von Melanin und Lipochrom in der Vogelfeder fallende Frage ist von ihrer Beantwortung noch sehr weit entfernt. Es scheint nämlich eine gewisse Selektionsfähigkeit der einzelnen Federpapillen für den einen oder anderen Farbstoff zu bestehen sowohl örtlich als vielleicht auch zeitlich wechselnd am einzelnen Tier. Das geht aus den Versuchen von Krumel (36) hervor, der nachweist, daß Transplantate von Vogelhaut mit Lipochromfedern in Melaninpartien hineinverpflanzt doch ihre eigene Farbbildung beibehalten, und auch weiterhin Lipochromfedern ausbilden; genau entsprechend verhalten sich in Lipochrompartien verpflanzte Hautstücke mit Melaninfedern. Das sind prinzipiell dieselben Ergebnisse, wie man sie bisher schon bei Tauschtransplantationen von melaninhaltigen und melaninlosen Federpartien erhielt: immer behält das Transplantat seine ursprüngliche Pigmentierungstendenz bei, innerhalb derselben Farbstoffgruppe sowohl wie bei der Vertauschung zweier Gruppen. Ohne es im einzelnen schon begründen zu können, wird man sich das so vorzustellen haben, daß in den Körperflüssigkeiten von melanin- und lipochromgefärbten Vögeln ein zeitweiliges oder stetes Angebot von Melaninvorstufen und von Lipochrom nebeneinander besteht, und daß die einzelnen Federpapillen eine festgelegte Fähigkeit zur Auswahl des einen oder anderen betätigen (bei Melaninfedern vielleicht im Zusammenhang mit der Ausbildung des entsprechenden Ferments). So sind z. B. Graupapageien bekannt, die in normalerweise graugefärbten Gefiederpartien kleinere oder größere Bezirke lipochromhaltiger Federn tragen von derselben Farbe wie der normal rote Schwanz; derartige Vorkommnisse lassen sich noch mehr anführen, z. B. vom Gimpel, Bandfinken u. a. Dadurch, daß die Selektionsfähigkeit der Federpapillen bei gleichzeitigem Angebot von Melaninvorstufen und Lipochrom in den Körperflüssigkeiten gelegentlich „nicht funktioniert", wie wir aus dem Auftreten solcher abnormer Scheckungen sehen, wird deutlich, daß sie normalerweise vorhanden sein muß; allerdings ist das Prinzip und die Wirkungsweise dieser Farbauswahl der Federpapille noch garnicht geklärt.

2. Lipochrom und Federstruktur.

Bei der Darstellung der Befunde an den Federn des Halsbandes vom Bandfinken und der Maske vom Stieglitz wurde schon darauf

hingewiesen, daß in engem Zusammenhang mit starker Lipochromausbildung Veränderungen der Federstruktur auftreten. Und zwar handelt es sich dabei durchweg um Differenzierungshemmungen, deren Ausmaß mit zunehmender Intensität der Lipochromablagerung wächst. Auf diese Erscheinung will ich noch näher eingehen, da sie wohl gelegentlich schon zur Kenntnis genommen, aber noch nie im Zusammenhang betrachtet wurde. So ist es bekannt, daß viele lipochromhaltige Federn nur verkümmerte, bald abfallende oder gar keine Radien tragen. Im allgemeinen sind es eher intensiv (rot) gefärbte Federn, die solche Ausbildungsmängel zeigen, als licht gefärbte (gelbe); aber es werden auch viele ziemlich normal ausgebildete rote Federn gefunden, sodaß die äußere Betrachtung der fertigen Feder keine rechten Anhaltspunkte für die Begründung dieser strukturellen Unterschiede bietet. Erst die histologische Untersuchung, das Auffinden von Uebergängen, und einige allgemeinere physiologische Gesichtspunkte brachten mich auf die eigentlichen Zusammenhänge.

Die histologische Untersuchung der gelben Federn eines Finkenvogels, des Kanarienvogels, ergibt das Bild einer ziemlich normalen Federstruktur, wobei besonders in die höher differenzierten Teile der Feder Lipochrom in mäßiger Menge eingelagert ist. In mäßiger Menge nur im Vergleich zu den genauer untersuchten roten Federn des Bandfinken, ebenfalls eines körnerfressenden Singvogels. Bei der verhältnismäßig nahen Verwandschaft und sehr ähnlichen Nahrung der beiden Vögel ist auf Grund der großen Wahrscheinlichkeit der vollständig exogenen Herkunft der Lipochrome anzunehmen, daß es sich in den untersuchten Federfarbstoffen mindestens um äußerst nahe verwandte, wenn nicht sogar identische Carotinoide handelt, und daß sich die Vögel in ihrer Farbbildung nicht so sehr durch die Auswahl des Farbstoffes als vielmehr durch die geringere oder größere Fähigkeit, ihn intensiv am Bestimmungsort abzulagern, unterscheiden. Damit stimmt ja auch überein, daß beim Bandfinken allmähliche Zunahme der Farbintensität und endlich starke Ausfällungen der Farbe stattfinden, während beides beim Kanarienvogel fast ganz unterbleibt. Daß parallel mit der intensiven Farbablagerung eine Aufgabe der feineren Differenzierung geht, wurde beim Bandfinken und beim Stieglitz beschrieben. Das histologische Bild zeigt, daß die ganze Epidermisleiste, die sich bei einer normalen Feder in Ramus mit Rinden- und Markschicht und in die ansitzenden Radien differenziert, bei Einlagerung des Farbstoffes bezw. der den Farbstoff enthaltenden Fettröpfchen sich lediglich noch als kompakter Stab weiterentwickelt und später als nackte homogene

Ramussäule verhornt (Abb. 1 und 2). Die Stelle des Uebergangs vom hochdifferenzierten melaninhaltigen Teil der Feder zum undifferenzierten lipochromhaltigen zeigt an jedem einzelnen Ramus deutlich die mit Einlagerung des Lipochroms auftretende bezw., der zeitlichen Aufeinanderfolge beim Wachstum entsprechend ausgedrückt, die mit dem Nachlassen und Aufhören der Lipochromeinlagerung sofort wieder einsetzende höhere Differenzierung der Epidermalleiste (Abb. 3). Diese Beobachtung wird bestätigt durch die besprochenen Stieglitzfedern verschiedenen Lipochromgehalts (Abb. 5). In diesem Fall, wo die Federn von der gleichen Art, ja teilweise vom gleichen Individuum stammen und alle Uebergänge in der Farbe zeigen, ist kein Zweifel, daß die Farbtöne alle durch dasselbe, nur in verschiedener Intensität abgelagerte Lipochrom bedingt sind. Und da die Höhe der Differenzierung auch in diesem Fall mit steigender Intensität der Farbstoffablagerung sinkt, ist aus allen den angeführten Beispielen der Schluß durchaus zulässig, daß die beiden Vorgänge nicht einfache Parallelität aufweisen, sondern kausal verknüpft sind. Und zwar in der Weise, daß starke Lipochromeinlagerung differenzierungshemmend auf die Entwicklung der Feder einwirkt, wofür ich abgesehen von den beschriebenen histologischen Befunden noch einige mehr allgemeinbiologische Beispiele anführen will.

Nur ganz wenige Vogelarten zeigen im Jugendkleid schon Lipochrome, was vielleicht ebenso wie das Fehlen von Lipochromen in den primitivsten Zeichnungstypen (Haecker, 30, 31) auf eine phylogenetisch jüngere Erwerbung schließen läßt. Bei den ganz wenigen Arten nun, die schon im Jugendkleid Lipochrome aufweisen, wachsen die betreffenden Federn langsamer heran als das übrige Gefieder. So kommen, wie mir Herr Dr. Stresemann an Bälgen im Zoolog. Museum zeigte, bei *Myzomela nigrita* im Jugendkleid die Federn der roten Maske warzenartig an den noch kahlen Stellen erst dann langsam hervor, wenn das ganze übrige Federkleid schon fertig ausgebildet ist. Oder aber die lipochromhaltigen Federn des Jugendkleides kommen überhaupt nicht zur vollen Ausbildung, sondern bleiben auf einer niedrigen Entwicklungsstufe stehen, wie dies von G. Steinbacher (72) von den roten Stirnpapillen des jungen Bläßhuhns (*Fulica atra*) beschrieben und auch von ihm selbst auf Differenzierungshemmung durch Lipochromeinlagerung zurückgeführt wurde. Auch beim erwachsenen Vogel ist noch ein Unterschied in der Wachstumgeschwindigkeit zwischen Melanin- und Lipochromfedern festzustellen. Dieser Unterschied ist von manchen Vogelzüchtern schon erwähnt worden; jedenfalls fand ich ihn deutlich ausgeprägt, als ich bei meinen im Lauf dieser Untersuchung angestellten

Rupfungen darauf achtete. So brauchten beim Bandfinken direkt neben dem roten Kehlband ausgerupfte Melaninfedern von der Rupfung der alten Feder an gerechnet bis zum Abfallen der Federscheide der neuen durchschnittlich 18—21 Tage, während die Federn des Halsbandes selbst 24—25 Tage zur Erreichung der gleichen Entwicklungsstufe benötigten. Noch größer war der Unterschied beim Stieglitz, dessen schwarze Gesichtsfedern etwa nach 20 Tagen die Federscheide verloren, während die Federn der roten Maske nie weniger als 26 bis 28 Tage, oft noch mehr Zeit zur Entwicklung brauchten.

Gleichfalls mit der unvollkommenen Differenzierung der Lipochromfedern scheint es zusammenzuhängen, daß Schwungfedern nur in seltenen Fällen und dann meist nur in kleineren Partien Lipochrom enthalten. Denn auch schwacher Lipochromgehalt der Feder beeinflußt meist schon die Federstruktur. Und da gerade die höchst differenzierten Elemente der Feder, die verschiedenen Häkchen der Radien, die durch Zusammenhalten der Rami die Eignung einer Feder als Schwungfeder bedingen, einer Strukturrückbildung zuerst zum Opfer fallen, ist das Fehlen von Lipochrom in diesen Partien verständlich. Es liegt prinzipiell derselbe Fall vor, wie beim Fehlen der Schillerstruktur auf den Flügeln der Kolibris (Rensch, 57): nicht etwa verminderter Selektionswert dieser Farben auf den meist bewegten Flügeln (bei Kolibris noch speziell infolge der im Fluge ausgeführten Balz) läßt sie nicht zur Ausbildung kommen, sondern rein strukturmechanische Gründe verbieten im Allgemeinen das Auftreten von starker Lipochromfärbung wie von Schillerstruktur an den mechanisch stark beanspruchten Schwingen.

Zur Ergänzung ist anzuführen, daß an der Feder auch auf ganz anderen Gründen beruhende Differenzierungshemmungen nachgewiesen wurden, die strukturell genau so zum Ausdruck kommen. Schaub (61, 62) hat nachgewiesen, daß die Neoptile der Vögel nicht etwa eine eigene Federgeneration, sondern nur die Spitzen der eigentlichen ersten Federgeneration, des Jugendkleides, darstellen. Sie sind mit der definitiven Feder des Jugendkleides verbunden durch ein Zwischenstück, das einfach ein Stück völlig undifferenzierten Federrohres ist, in das proximal die Rami der definitiven Feder einmünden und aus dem distal die Rami des Neoptils herauslaufen. Das Neoptil und definitive Feder verbindende undifferenzierte Stück Uranlage ist der sichtbare Ausdruck einer um die Zeit des Ausschlüpfens des Vogels eintretenden Wachstumsunterbrechung des Gefieders, da eben zu dieser Zeit der Stoffwechsel des Vogels anderweitig sehr stark belastet ist und da das flaumige Neoptil als Bedeckung zunächst ausreicht. Erst später setzt dann ein

neuer Wachstumsschub ein zur Ausbildung des Jugendkleides; dabei werden die Neoptile von den Spitzen der definitiven Federn hochgeschoben und fallen bald ab. Differenzierungshemmungen in der Feder können alsoauch aus anderen Gründen als dem der Lipochrom einlagerung auftreten und kommen auch dabei genau so in der Form einer Rückkehr zu primitiveren Strukturen zur Erscheinung. An die von Schaub beschriebenen Differenzierungshemmungen erinnert unter den durch Lipochrom bedingten ganz besonders das sogenannte „Siegellackblättchen" des Seidenschwanzes (*Bombycilla garrulus*). Es ist das ebenfalls nichts anderes als ein Stück völlig undifferenzierter, stark mit Lipochrom erfüllter Uranlage, in die meist mehrere in der Melaninpartie der Feder wohl ausgebildete Rami eingeschmolzen sind.

Ob an den durch Lipochrom bedingten Differenzierungshemmungen der Feder in allen Fällen allein hohe Intensität der Lipochromablagerung schuld ist, oder ob auch verschiedene Eigenschaften verschiedener Lipochrome dabei mitwirken, wird wohl bei der geringen Kenntnis, die wir bis jetzt über die Verwandtschaft der einzelnen Lipochrome unter sich haben, noch nicht endgültig zu entscheiden sein. So gibt es ja auch ziemlich wohlausgebildete Federn mit starker Lipochromeinlagerung, sodaß man vermuten kann, nur das eine oder andere der Carotinoide oder nur die eine oder andere Isomere eines Carotinoids könne die Ursache für Differenzierungshemmungen sein. Andererseits ist es auch unklar, warum ganz offensichtlich sehr große Mengen Melanin in die feinsten Strukturelemente eingelagert werden können, ohne die Differenzierung zu gefährden. Letzteres kann ja vielleicht wieder darauf zurückgeführt werden, daß die Lipochromablagerung an Ort und Stelle recht früh beginnt und eine Differenzierung deshalb eher behindern kann als das Melanin, das zunächst in eigenen Bildungszellen produziert und erst dann an Ort und Stelle gebracht wird, wenn dort die feinere Differenzierung mindestens schon eingesetzt hat oder sich gar schon in einem fortgeschrittenen Stadium befindet. Aber wenn da auch noch nicht alle Fragen gelöst sind, so geht aus meinen Untersuchungen und Ausführungen doch wohl hervor, daß starke Lipochromeinlagerung in der Vogelfeder differenzierungshemmend zu wirken vermag und daß der Grad dieser Hemmung von der Intensität der Ablagerung innerhalb gewisser Grenzen abhängig ist.

Die besprochenen Beziehungen zwischen Lipochromeinlagerung und Federstruktur können auch zugleich noch einen Beitrag liefern zu der mehr theoretisch bedeutsamen Frage nach der primären Ursache der Pigmentierung der Organismen. Zwei Ansichten über die Wege,

die zur Pigmentierung führen konnten, stehen sich gegenüber. Entweder ist die Pigmentierung sozusagen als Selbstzweck entstanden, also zur Erzielung von irgendwelchen Nutzeffekten, oder als eine beliebige Stoffwechselerscheinung, wohl nur als „physiologischer Nebenweg", und erlangte dann in vielen Fällen sekundär finale Bedeutung. Die bei der Lipochromeinlagerung zu beobachtenden Differenzierungshemmungen legen es nahe, die Farbeinlagerung als einen sekundären Stoffwechselvorgang aufzufassen, der primäre Entwicklungsvorgänge beeinflußt. Wären die Farbstoffe primär, zur Erreichung des Zwecks, den sie jetzt teilweise offensichtlich haben, eingelagert worden, so hätten vielleicht dem Organismus doch auch andere, weniger wachstumstörende Mittel (wie es z. B. die Melanine sind) zur Verfügung gestanden. Durchaus verständlich sind dagegen die ganzen geschilderten Tatsachen, wenn man sie auffaßt als die Ergebnisse eines Antagonismus zwischen Stoffwechselvorgängen einerseits und dem Selektionswert der daraus hervorgehenden Stoffwechselprodukte andererseits. So kann z. B. in den stark beanspruchten Schwingen normalerweise kein oder nur wenig Lipochrom abgelagert werden, da dessen Einlagerung die unbedingt nötige mechanische Festigkeit gefährdet. In anderen Gefiederpartien dagegen fällt dieser Gesichtspunkt weg und die eingelagerten Lipochrome können aus irgend einem Grunde positiven Selektionswert gewinnen oder zum mindesten für die Art unschädlich sein, d. h. als für die Selektion gleichgültig ihr nicht unterliegen.

3. Oekologische Momente lipochromführender Federn.

Da die Vögel zum größten Teil ausgesprochene Licht- und Augentiere sind, so besitzen bei dieser Tierklasse zweifellos Farben in vielen Fällen einen hohen Selektionswert. Für solche Bewertung der Farben sind verschiedene Faktoren maßgebend, so Anpassung an den Biotop, Anpassung an das Klima, geschlechtliche Zuchtwahl und im Fall der Lipochrome zweifellos auch die Nahrung. Und bei der durch solche wertenden Umwelteinflüsse einsetzenden Züchtung oder Beseitigung von Farben ist wiederum ein weitgehender Unterschied feststellbar zwischen den Hauptfarbgruppen der Vogelfeder, den Melaninen und den Lipochromen: In Gebieten mit optimalen allgemeinen Lebensbedingungen für eine reiche Vogelwelt, wo naturgemäß keine sehr scharfe Auslese stattfindet (wie die verhältmäßig große Artenzahl zeigt), da finden sich beide Farbstoffgruppen mindestens gleich stark vertreten, ja es überwiegen oft die Lipochrome mit den wunderbarsten Farbzusammenstellungen, denn sie scheinen für die Erhaltung der Art jedenfalls nicht

schädlich, wenn auch vielleicht oft gleichgültig zu sein. Je weiter sich aber die Lebensbedingungen für die ganze Vogelwelt vom Optimum entfernen, desto schärfer wird die Siebung aller Farben durch die einsetzende Auslese. Und da verschwinden die Lipochrome weit schneller als die Melanine, denn sie halten einem verschärften Lebenskampf weniger stand. In erster Linie wohl wegen ihrer Auffälligkeit, sehr oft sicher auch wegen ihrer nachteiligen Beeinflussung der Federstruktur und endlich spielt wohl noch die Art und Menge der Nahrung eine Rolle. Da nun die Lipochromablagerung in den Integumentgebilden, wie schon gesagt, eben wohl nur ein physiologischer Nebenweg ist, kann sie auch bei Verschlechterung der Lebensbedingungen ohne Schaden eingeschränkt werden oder ganz unterbleiben, wofür wir selbst an Einzelindividuen Beispiele haben (Gimpel, Kreuzschnabel, Birkenzeisig, Hänfling u. a.). Die Melanine dagegen sind bei verschärfter Auslese die herrschenden Farbstoffe, denn sie sind nicht nur die weniger auffälligen, auch nicht nur die weniger von der Nahrung beeinflußten Farbstoffe, sie sind vor allem auch die Träger der Schutzfarben aller der Vögel, die irgendwie unter erschwerten Bedingungen leben und einer besonders wirksamen Anpassungsfärbung bedürfen (z. B. ♀♀ der Bodenbrüter; Wüstenvögel). Aus diesen allgemeinen Grundzügen über die Rolle der beiden großen Farbstoffgruppen bei den Vögeln ist auch ihre hauptsächliche geographische Verteilung verständlich. Die Tropen sind im allgemeinen die optimalen Gebiete (großer Artenreichtum!) mit reichlicher Nahrung, mit nicht allzuscharfer Konkurrenz, auch die Gebiete hellsten Lichtes und was immerhin auch in Betracht gezogen werden muß — die Heimat der mannigfaltigsten pflanzlichen Carotinoidlieferanten. Dort ist das Hauptgebiet der Lipochromfarben, der bunten Federkleider, ich erinnere nur an die vielen äußerst bunten Fruchtfresser, die Papageien und Loris, die Tukane und die Unzahl bunter Weber- und Finkenvögel. In diesen Gebieten, wo der Konkurrenzkampf nicht ganz in der Schärfe herrscht wie unter schlechteren Bedingungen, ist wohl auch am ehesten der Ort für die Einwirkungen der geschlechtlichen Zuchtwahl auf die Ausbildung von Lipochromfärbungen. Denn hier sind noch eine Menge Farb- und Schmuckbildungen in Bezug auf ihren Selektionswert indifferent, die in Gebieten mit schlechteren allgemeinen Lebensbedingungen sofort eine die Arterhaltung gefährdende Belastung bilden würden. Zweifellos hat geschlechtliche Zuchtwahl einen Einfluß auf die Unzahl buntester Lipochromfärbungen tropischer Vögel, wenn es auch sehr schwer ist, zu entscheiden, wie weit gerade ihr Einfluß reicht. Andererseits ist das sicher: Mag geschlechtliche

Zuchtwahl auch an für die Arterhaltung indifferenten Bildungen mehr oder weniger weitgehend beteiligt sein, so verliert sie doch zweifellos ihren Einfluß auf ein Merkmal, sobald dieses für die Arterhaltung bedeutsam, vor allem, sobald es gefährlich wird. Wenn sie also auch sicher einen Anteil an der überaus reichen Lipochromfärbung tropischer Vögel hat, so hat sie doch keinerlei Einfluß darauf, daß mit der Verschlechterung der Lebensbedingungen die Lipochrome mehr und mehr verschwinden, sie steht diesem Prozeß „machtlos" gegenüber. Je weiter man nun von optimalen Gebieten in solche mit härteren Lebensbedingungen kommt, in den Tropen oder Subtropen selbst, oder aber vor allem in den gemäßigten Zonen und endlich polwärts, desto mehr verschwinden die ganz bunten Farben: der Vogel legt ab, was er „sich nicht mehr leisten kann". Und von der Unterdrückung der für die Arterhaltung unter erschwerten Lebensbedingungen schädlichen Farben, also in erster Linie der Lipochrome, ist dann ein weiterer Schritt zur speziellen Ausbildung (oft unter direktem Einfluß des Klimas: Görnitz, 25) der erhalten gebliebenen oder an ihre Stelle getretenen Melanine zu allen möglichen an Biotop oder Klima angepaßten Schutzfarben.

Kurze Zusammenfassung.

Histologisch:

Die bisher unbekannte Bildung der Lipochrome in der Vogelfeder wird an einigen Einzeltypen (hauptsächlich *Passeres*) histologisch untersucht. Dabei wird festgestellt:

1. Das erste Auftreten von Lipochrom in der Federanlage erfolgt gebunden an feinste als Lösungsmittel dienende Lipoidtröpfchen in den Zellen der Anlage.

2. Diese Lipoidfarbtröpfchen speichern zunächst die Farbe in verschiedener Konzentration je nach der zu bildenden Federfarbe.

3. Bei Beginn der Verhornung der Federanlage beginnt sich auch der Farbstoff in den Hornvorstufen zu lösen und zu gleicher Zeit verschwinden die Fettropfen.

4. Dabei wird die Farbe teilweise (gelbe Färbung) anscheinend direkt aus den Fettfarbtropfen in die Hornvorstufe übernommen; teilweise aber, besonders bei stärkerer Farbeinlagerung (rote Färbung), fällt die Farbe in festen Schüppchen und Schollen aus dem verschwindenden Lipoid als eine Art Rückstand aus. Diese Farbschollen sind reine Farbsubstanz (ein Carotinoid, s. unten) und lösen sich gleich anschließend in den Hornvorstufen wieder auf. Entsprechend ist in der fertigen Feder die Farbe im Horn gewöhnlich diffus gelöst.

5. Eine Untersuchung an Papageien zeigt, daß hier die Lipochromentwicklung etwas anders als bei den untersuchten Passeres vor sich geht: die Farbe lagert sich in gelöster Form erst direkt in der in Bildung begriffenen Hornsubstanz ab; die Zwischenstufe der Farbeinlagerung in ein Lipoid und der Wiederausfällung aus diesem scheint ganz auszufallen.

Physiologisch:

Ein Vergleich der histologischen Befunde mit den in anderen Tiergruppen gemachten Beobachtungen über Lipochrome ergibt:

6a. Die Lipochrome im tierischen Organismus sind größtenteils, vielleicht durchweg exogener Herkunft. Chemisch gehören sie zu den Carotinoiden, ungesättigten Kohlenwasserstoffen von im einzelnen noch unbekannter Konstitution, und sind bis jetzt nur als pflanzliche Eigenprodukte bekannt, die aber häufig im tierischen Organismus zur Ablagerung kommen können. Sie gelangen wohl allgemein auf dem Weg über Verdauungstraktus, Blut- und Lymphbahnen in das tierische Gewebe. Dort erfolgt die Ablagerung meist, besonders anfänglich, in Form von Farblösungen in einem lipoiden Substrat.

6b. Bezüglich des Zusammenhangs der Lipochrome unter sich zeigen die vorliegenden und andere Untersuchungen, daß nicht nur wahrscheinlich verschiedene Oxydationsstufen und Isomeren für die Verschiedenheit der in Erscheinung tretenden Farben verantwortlich zu machen sind, sondern im großen Ausmaß auch verschiedene Dichtestufen desselben Stoffes; so treten neben Farblösungen oder in genetischem Zusammenhang mit ihnen nicht selten Farbausfällungen mit etwas anderen physikalisch-chemischen Eigenschaften und Farbwirkungen auf. (Vergl. auch Zusammenfassung des Kapitels II A.)

7. Im Gegensatz zur Melaninbildung sind bei der Lipochrombildung in der Federanlage nie besondere Farbbildungs- oder Farbverteilungszellen vorhanden; Lipochrom tritt ausschließlich in den Zellen auf, in denen es endgültig zur Verwendung gelangt.

8. Die Lipochromablagerung in einer Federanlage oder Teilen einer Anlage wirkt oft mehr oder weniger differenzierungshemmend; das Ausmaß solcher Hemmungen ist weitgehend abhängig von der Intensität der Farbeinlagerung.

9. Wohl im Zusammenhang mit dieser hemmenden Wirkung auf die feine Differenzierung der Federstruktur fehlen die Lipochrome fast ganz in mechanisch stark beanspruchten Gefiederpartien.

Oekologisch-Geographisch:

10. Die Lipochrome haben ihre Hauptverbreitung in der Vogelwelt der Gebiete mit optimalen Lebensbedingungen. Da fallen die Nachteile, die sie teilweise mit sich bringen, nicht so sehr ins Gewicht, weil weite Variation und ausgiebiges Wirken der geschlechtlichen Zuchtwahl in Bezug auf Lipochromfärbungen in weiten Grenzen unschädlich und für die Arterhaltung belanglos sind. Bei Verschlechterung der allgemeinen Lebensbedingungen dagegen fallen die Lipochrome in erster Linie der Selektion zum Opfer, da sie durch ihre Beeinträchtigung der Federstruktur, durch ihre auffallende Farbwirkung und ihre geringe Eignung zur Ausbildung von Schutzfärbungen den Träger sehr leicht gefährden.

Literatur.

Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere, herausgeg. v. C. Oppenheimer. 1924. (Z.)

Biochemisches Handlexikon, herausgeg. v. E. Abderhalden. 1911—1924. (Z.)

Handbuch der Biochemischen Arbeitsmethoden, hrsg. v. E. Abderhalden. 1910—1919. (Z.)

Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden, hrsg. v. E. Abderhalden. Ab 1920. (Z.)

Enzyklopädie der mikrosk. Technik, hrsg. v. R. Krause, 1926. (Z.)

1. Ballowitz, E., (1913), Ueber Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen; Arch. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. I, p. 206—219.
2. —, (1913), Ueber schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden; Z. wiss. Zool. Bd. 106, p. 527—593.
3. Balss, H., (1926—27), Decapoda; Handbuch der Zoologie, Bd. III, 1, p. 840—1038. (Z.)
4. Berweger, L., (1926), Die Entwicklung der pigmentführenden Zellen in der Haut von Salamandra; Z. mikr. anat. Forsch. Bd. 7, p. 231—294.
5. Biedermann, W., (1914), Farbe und Zeichnung der Insekten; Handbuch der vergl. Physiologie, hrsg. v. H. Winterstein, Bd. III, 2, p. 1189—1556. (Z.)
6. —, (1928), Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere; Ergebnisse der Biologie, Bd. III, p. 354—541, und IV, p. 361—480. (Z.)
7. Bogdanow, A., (1858), Die Färbestoffe in den Federn; J. Orn. VI, p. 311—315.
8. Connor, C. L., (1928), Studies on Lipochromes; Amer. J. Path. 4, p. 227—244.
9. Coward, K. H., (1924), Some observations on the extraction and estimation of lipochromes from animal and plant tissues; Biochem. J. XVIII, p. 1114—1122.
10. Cunningham, J. T., and Mac Munn, (1893), On the coloration of the skin of fishes, especially of Pleuronectidae; Phil. Tr. B, vol. 184, p. 215—359.
11. Currie, A. N., (1924), The lipochrome of adipose tissue in malignant desease; Biochem. J. XVIII, p. 235—244.
12. Davies, H. R., (1889), Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehung zu anderen Integumentgebilden; Morphol. Jahrb. 15, p. 560—645.
13. Degner, E., (1912), Ueber Bau und Funktion der Krusterchromatophoren; Z. wiss. Zool. 102, p. 1—78.

14. Desselberger, H., (1929), Ueber die Bildung des Lipochroms der Vogelfeder; Orn. Mon. XXXVII, p. 97—101.

15. Döllken, A., (1897), Einbettung von Gewebsteilen ohne Alkoholhärtung; Z. wiss. Mikr. XIV, p. 32—35.

16. Duncker, H., (1927), Der Ausfall des Fettfarbstoffes in den epidermoidalen Gebilden auf Grund erblicher Veranlagung (Alipochromismus) bei Kanarienvögeln usw.; Z. ind. Abst. Vererb. Bd. 45, p. 41—86.

17. —, (1928), Genetik der Kanarienvögel; s' Gravenhage, Bibliographia Genetica IV, p. 37—140.

18. —, (1929), Fettfarbstoffvererbung bei Kanarienvögeln im Lichte der Goldschmidtschen physiologischen Vererbungstheorie; Ber. 7. Jahresvers. deutschen Ges. Vererbungswiss., p. 267—271.

19. Escher, H., (1913), Ueber den Farbstoff des Corpus luteum; Z. physiol. Chem. 83, p. 198—211.

20. —, (1919), Grundlagen einer exakten Histochemie der Fettstoffe; Korresp. schweiz. Aerzte 1919, p. 1609—1623.

21. Fuchs, R. F., (1914), Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere; Handbuch der vergl. Physiologie, hrsg. v. H. Winterstein, Bd. III, 2, p. 1557—1995. (Z.)

22. Gage, S. H., and Gage, S. P., (1922), Sudan III deposited in the egg and transmitted to the chick; Science XXVIII, p. 494—496.

23. Giersberg, H., (1923), Zur Entstehung der Vogelfärbung; Biol. Zentralbl. 43, p. 167—168.

24. Görnitz, K., (1923), Versuch einer Klassifikation der häufigsten Federfärbungen; J. Orn. 71, p. 127—131.

25. —, (1923), Ueber die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfeder; J. Orn. 71, p. 456—511.

26. —, (1924), Vortragsdiskussion; J. Orn. 72, p. 133.

27. —, und Rensch, B., (1924), Ueber die violette Färbung der Vogelfedern; J. Orn. 72, p. 113—118.

28. Götz, H. J., (1925), Ueber die Pigmentfarben der Vogelfedern; Verh. Orn. Ges. Bayern XVI, p. 193—225.

29. Hasskö, A., (1929), Ueber das Pigment der Kasuarhaut; Anat. Anz. 67, p. 459—467.

30. Haecker, V., (1890), Ueber die Farben der Vogelfedern; Arch. mikr. Anat. 35, p. 68—87.

31. —, (1918), Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena.

32. Heim, F., (1892), Etudes sur le sang des Crustacés Décapodes suivies d'un essai sur le rôle des pigments; Ann. Soc. Ent. France. 61. (Zitiert nach Verne, 83).

33. Henke, K., (1924), Die Färbung und Zeichnung der Feuerwanze und ihre experimentelle Beeinflußbarkeit; Z. vergl. Physiol. 1, p. 297—499.

34. van Heurn, F. C., (1927), Schizochroisme bij Microtarsus; Club Nederl. Vogelk. Jaarber. 17, p. 31—36.

35. Jones, L., (1907), The Development of Nestling Feathers; Oberlin Coll. Lab. Bull. XIII, p. 1—18.

36. Kruimel, J. H., (1916), Onderzoekingen over de veeren bij hoenderachtige Vogels; Diss. Amsterdam.
37. Krukenberg, F. W., (1884), Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und Farben. Heidelberg.
38. Lloyd-Jones, O., (1915), Studies on inheritance in pigeons: II. A microscopical and chemical study of the feathers pigment; J. Exp. Zool. 18, p. 453—495.
39. Lönnberg, E., (1929), Einige Studien über die Lipochrome der Fische; Ark. Zool. 21, A 10, p. 1—29.
40. —, (1929), Zur Kenntnis des gelben Farbstoffes in der Haut einiger Batrachier und einer Eidechse; Ark. Zool. 21, B 3, p. 1—4.
41. —, (1930), Zur Kenntnis der Lipochrome der Vögel; Ark. Zool. 21, A 11, p. 1—12.
42. Mertsching, A., (1889), Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment; Arch. path. Anat. 116, p. 484—498.
43. Noorduijn, C. L. W., (1900), Die Farben- und Gestaltskanarien. Magdeburg.
44. Okajima, (1912), Fettfärbung durch das Capsicumrot; Z. wiss. Mikr. 29, p. 67—69.
45. Oppenheimer, C., (1925—28), Die Fermente und ihre Wirkungen. Leipzig. (Z.)
—, (1927), Lehrbuch der Enzyme. Leipzig. (Z.)
46. Palmer, L. S., (1915), Xanthophyll, the principal natural yellow pigment of the egg yolk, body fat and blood serum of the hen; J. Biol. Chem. XXIII, p. 261—279.
47. —, and Kempster, H. L., (1919), Relation of plant carotinoids to growth, fecundity and reproduction of fowls; Ibid. vol. IXL, p. 299—312.
48. —, and —, (1919), The physiological relation between fecundity and the natural yellow pigmentation of certain breeds of fowls; Ibid. vol. IXL, 313—330.
49. —, and —, (1919), The influence of specific feeds and certain pigments on the color of the egg yolk and body fat of fowls; Ibid. vol. IXL, p. 331—337.
50. —, (1919), Growth and reproduction in fowls in the absence of carotinoids and the physiological relation of yellow pigmentation to egg laying; Proc. Nation. Acad. Sc. 5, p. 582—587.
51. —, (1922), Carotinoids and related pigments. New York. (Z.)
52. Przibram, H., und Brecher, L., (1919), Ursachen tierischer Farbkleidung; Arch. Entw. Mech. 45, p. 83—272. (Z.)
53. Rauther, M., (1927), Fische; Bronns Kl. und Ordn. d. Tierr. Bd. VI, 1. Hälfte. (Z.)
54. Regnier, M. V., (1926), Etude histochimique du „rouge" de *Phasianus colchicus*; C. R. Soc. Biol. 95, p. 77—81.
55. —, (1926) Remarques sur le conditionnement physiologique du „rouge" de Faisan; Ibid., p. 171—178.
56. Rensch, B., (1925), Die Farbaberrationen der Vögel; J. Orn. 73, p. 514—539.
57. —, (1927), Schwingenfärbung schillernder Vögel und geschlechtliche Zuchtwahl; Zool. Anz. LXX, p. 93—99.
58. Romeis, B., (1924), Taschenbuch der mikroskopischen Technik; 11. Auflage. München und Berlin. (Z.)
59. —, (1927), Zur Methodik der Fettfärbung mit Sudan III; Arch. path. Anat. 264, p. 301—304.

60. Sauermann, R., (1889), Ueber die Wirkung organischer Farbstoffe auf das Gefieder der Vögel bei stomachaler Darreichung; Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt., Jg. 1889, p. 543—549.
61. Schaub, S., (1912), Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder; Verh. Ges. Basel XXIII, p. 1—52.
62. —, (1914), *Rhinochetus jubatus* und seine postembryonale Entwicklung; N. Denk. Schweiz. Ges. IL, p. 65—115.
63. Schereschewsky, H., (1929), Einige Beiträge zum Problem der Verfärbung des Gefieders beim Gimpel; Arch. Entw. Mech. 115, p. 110—153.
64. Schmidt, W. J., (1917), Die Chromatophoren der Reptilienhaut; Arch. mikr. Anat. 90, I, p. 98—295.
65. —, (1918), Zur Kenntnis der lipochromführenden Zellen der Haut nach Untersuchungen an *Salamandra maculosa*; Dermat. Z. 25, p. 324—328.
66. —, (1918), Ueber die gelbe Färbung der Mundhöhle junger Vögel; Verh. Naturh. Ver. Rheinl. Westf. 75, p. 169—188.
67. —, (1920), Beobachtungen an den roten Chromatophoren in der Haut von *Rana fusca*; Anat. Hefte 58, p. 643—671.
68. Schmidt, M. B., (1924), Ueber vitale Fettfärbung in Geweben und Sekreten durch Sudan und geschwulstartige Wucherungen der ausscheidenden Drüsen; Arch. path. Anat. 253, p. 432—451.
69. Schnakenbeck, W., (1925), Vergleichende Untersuchungen über die Pigmentierung mariner Fische; Z. mikr.-anat. Forsch. 4, p. 203—289.
70. Schüz, E., (1927), Beitrag zur Kenntnis der Puderbildung bei den Vögeln; J. Orn. 75, p. 86—224.
71. Schulze, P., (1913—14), Studien über tierische Körper der Carotingruppe; Sitzber. Ges. Naturf. Fr. 1913, p. 1—22, und 1914, p. 398—406.
72. Steinbacher, G., (1930), Entwicklung und Bau der roten Stirnpapillen bei Dunenjungen von *Fulica atra*; J. Orn. 78, p. 53—58.
73. Stresemann, E., (1923), Mutationsstudien: *Charmosyna atrata*; Arch. Naturg. 89. p. 50—56.
74. —, (1924), Mutationsstudien XI: *Chlorophoneus nigrithorax*; J. Orn. 72, p. 87—89.
75. —, (1924), Mutationsstudien XXI: *Poëphila mirabilis*; J. Orn. 72, p. 547—552.
76. —, (1926), Mutationsstudien XXV; J. Orn. 74, p. 377—385.
77. —, (1924—26), Schizochroismus beim Stieglitz; Orn. Mon. 32, p. 114, p. 172, und 34, p. 184.
78. —, (1927 ff.), Aves; Handbuch der Zoologie Bd. VII, 2. Hälfte. (Z.)
79. Strong, R. M., (1902—03), The development of color in the definitive feather; Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge (USA) XL, p. 147—185. (Z.)
80. —, (1915), Further observations on the origin of Melanin pigment; Anat. Rec. 9, p. 128—140.
81. —, (1917), Some observations on the origin of Melanin pigment in feather germs from the Plymouth Rock and Brown Leghorn fowls; Anat. Rec. 13, p. 97—108.
82. Studer, Th., (1873), Die Entwicklung der Federn; Diss. Bern.
83. Verne, J., (1926), Les pigments dans l'organisme animal. Paris. (Z.)
84. Willstätter, R., und Escher, H. H., (1911), Ueber das Lutein des Hühnereidotters; Z. physiol. Chem. 76, p. 214—225.

Lebenslauf.

Am 16. August 1907 wurde ich in Fluorn, O./A. Oberndorf am Neckar (Wttbg.), geboren. Meine Ausbildung erhielt ich zuerst teils privat, teils auf württembergischen Latein- und Realschulen, nach bestandenem Aufnahmeexamen in den Seminaren Maulbronn und Blaubeuren. In letzterem bestand ich im Frühjahr 1925 das Abitur und bezog dann die Universität Tübingen, um Naturwissenschaften zu studieren. In Tübingen studierte ich 5 Semester, weitere 4 in Berlin. Ich widmete mich hauptsächlich der Zoologie bei den Herrn Professoren Harms, Hesse und Zimmer und der Botanik bei den Herrn Professoren Diels und Lehmann, außerdem beschäftigte ich mich mit Geographie (Prof. Krebs, Penck, Uhlig), Geologie (Prof. Hennig), Chemie (Prof. Meisenheimer und Thierfelder), Physik (Prof. Gerlach und Nernst) und Philosophie (Prof. H. Maier). Die akademischen Ferien füllte ich häufig mit praktischer Fachtätigkeit aus, so an der Biol. Anstalt Helgoland, an der Zool. Station Rovigno (Istrien) und am Zool. Garten zu Frankfurt (Main); im S.-S. 1928 war ich außerdem von der Universität Berlin beurlaubt zur Führung der Hilfsbeobachtungsstelle Mellum der Vogelwarte Helgoland.

Die mündliche Prüfung bestand ich cum laude am 8. Mai 1930.

Hermann Desselberger.

Erklärungen zu Tafel XIII.

Lipochrombildung in der Feder.

Abb. 6.

Bandfink, Halsband; Anlage 8 Tage alt. Querschnitt einer Epidermalleiste. — Formol, Gefrierschnitt, ungefärbt, Glyceringelatine. Gezeichnet mit: Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Comp.-Oc. 8. — Beginn des Lipochromauftretens in den Zellen der Ramogensäule. Die Ablagerung erfolgt in gelöster Form in den Fettröpfchen der Zellen und schreitet konzentrisch von innen nach außen fort, wobei höhere Farbkonzentrationen auch immer zuerst im Innern der Anlage auftreten und die äußeren Partien erst später erreichen. Die Federscheide ist schon verhornt; die die Anlage pulpawärts umgebenden Zylinderzellen bleiben im Wachstum zurück und gehen später zugrunde

Abb. 7.

Bandfink, Halsband; Anlage 12 Tage alt. Zellen aus der Mitte einer quergeschnittenen Ramogensäule. — Formol, Gefrierschnitt, ungefärbt, Glyceringelatine. Gezeichnet mit: Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Comp.-Oc. 8. — Höhepunkt der Lipochromablagerung in den Zellen der Mitte einer Ramogensäule. Beginn der Verhornung und der Schollenbildung, vorerst sind besonders viele kleine Schollen (s) zu sehen, nur wenige etwas größere (S) dazwischen. An manchen Stellen fließen die kleinen Fettfarbtröpfchen (f) zu größeren Tropfen (F) zusammen, wobei oft schwer zu entscheiden ist, ob es sich nicht um beim Schneiden entstandene Kunstprodukte handelt wie z. B. sicher bei den interzellulär liegenden Tropfen (K). Da die Tropfen hauptsächlich und soweit möglich an die Oberfläche der Zellen drängen, so scheinen manche nur tangential angeschnittenen Zellen ganz damit angefüllt.

Abb. 8.

Bandfink, Halsband; Anlage 16—17 Tage alt. Ramus schief längs abgeschnitten. – Formol, Gefrierschnitt, ungefärbt, Glyceringelatine. Gezeichnet mit: Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2. — Der dargestellte Ramus ist schon stark verhornt. Charakteristisch sind die vereinzelt noch umherliegenden Farbschollen, die eben vollends in Auflösung begriffen sind. Feine Hornfibrillen enthalten die Farbe vollkommen diffus in sich verteilt und treten durch etwas intensivere Färbung hervor, was bei starker Vergrößerung die etwas faserige Struktur bedingt. Die Zellgrenzen sind meist noch gut zu erkennen.

7

6

8

Erklärungen zu Tafel XIV.

Lipochrombildung in der Feder.

Abb. 9.

Kanarienvogel, Brust; Anlage 12 Tage alt, tangential längsgeschnitten. — Unfixiert, ungefärbt, Gefrierschnitt in Wasser. Gezeichnet mit: Zeiss Obj. A, Oc. 4. — Die Ausdehnung der natürlichen Lipochromfärbung im Vergleich zur gleichzeitigen Verbreitung des fetten Substrats für das Lipochrom (Abb. 10).

Abb. 10.

Kanarienvogel, Brust; Anlage 11 Tage alt, tangential längsgeschnitten. — Formol, Gefrierschnitt, Sudan III, Glyceringelatine. Gezeichnet mit: Zeiss Obj. A, Oc. 4. — Eine sogar noch 1 Tag jüngere Anlage als die auf Abb. 9 dargestellte zeigt, mit Sudan III gefärbt, im Vergleich mit Abb. 9, daß die färbbaren Fettröpfchen schon vor dem Auftreten des Lipochroms vorhanden sind und von diesem erst allmählich angefärbt werden. Die blasse natürliche Farbe wird in diesem Präparat von der intensiven künstlichen vollkommen überdeckt.

Abb. 11.

Kanarienvogel, Brust; Anlage 12 Tage alt. Ausschnitt aus einem tangentialen Längsschnitt. — Unfixiert, ungefärbt, Gefrierschnitt in Wasser + Glycerin (1 : 1). Gezeichnet mit: Zeiss Immers. $^1/_{12}$, Comp.-Oc. 8. — Stark vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 9; er zeigt, daß auch beim gelben Lipochrom die Fettfarbtröpfchen auftreten. Die schmutzige Farbe des Schnitts und das starke Zusammenfließen der Fettfarbtropfen sind darauf zurückzuführen, daß weder Fixierung noch Färbung erfolgte, um die natürliche Farbe des Lipochroms nicht zu verändern. Die gelbliche Farbe der ganzen Zellen ist bedingt durch das Durchscheinen anderer Zellagen, da der Schnitt nicht ganz dünn ist.

Abb. 12.

Kanarienvogel, Brust; Anlage 11 Tage alt. Ausschnitt aus einem tangentialen Längsschnitt. — Formol, Gefrierschnitt, Sudan III, Glyceringelatine. Gezeichnet mit: Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Comp.-Oc. 8. — Ausschnitt aus Abb. 10 und Ergänzung zu Abb. 11, denn die strukturellen Verhältnisse kommen hier infolge guter Fixierung besser zum Vorschein. Zugleich Nachweis der Fettnatur der Farbtropfen: sie färben sich (als einziges Zellelement) intensiv mit Sudan III.

9

10

11

12